

VISIT...

LANZAROTE  
*Caliente*.COM

**АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР**  
**Институт зоологии и ботаники**

# **ПРОБЛЕМЫ ВИДА И РОДА У ГРИБОВ**

**Под редакцией Э. Пармасто**

**Таллин 1986**

УДК 532.287

SCRIPTA MYCOLOGICA

15

МИКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ответственный редактор Э. Пармасто

Печатается по постановлению Редакционно-издательского  
совета Академии наук Эстонской ССР

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| ПАРМАСТО Э. Проблема вида у грибов . . . . .                                                                  | 9   |
| ВАСИЛЬЕВА Лар.Н. К вопросу о естественности высших<br>таксонов . . . . .                                      | 29  |
| ВАССЕР С.П. К вопросу о виде и внутривидовых таксонах<br>у Agaricales Clem. s. l. . . . .                     | 37  |
| ГВРИТИШВИЛИ М.Н. Теоретические и практические аспекты<br>концепции вида у микромицетов . . . . .              | 47  |
| ГОВОРОВА О.К., АЗБУКИНА З.М. Значение морфологии спор<br>при разграничении видов головневых грибов . . . . .  | 55  |
| ГОРЛЕНКО М.В. К систематике порядка Erysiphales . . . . .                                                     | 61  |
| ДУДКА И.А. Проблема вида и таксономических критериев<br>анаморф "высших" грибов . . . . .                     | 67  |
| ДЬЯКОВ Ю.Т. Генетическая концепция вида и рода у<br>грибов . . . . .                                          | 81  |
| КУЛЛМАН Б. Методы выяснения структуры групп пецицовых<br>грибов . . . . .                                     | 91  |
| МАЦКЕВИЧ Н.В., ТЕПЛЯКОВА Т.В. Внутривидовой полиморфизм<br>дейтеромицетов в культуре . . . . .                | 101 |
| МИРОНЕНКО Н.В., БУЛАТ С.А. Использование метода слияния<br>протопластов в таксономии дейтеромицетов . . . . . | 113 |
| НАУМОВ Г.И. Генетические проблемы классификации видов<br>дрожжей . . . . .                                    | 119 |
| НОВОЖИЛОВ Ю.К. Критерии рода и вида в систематике<br>миксомицетов (Mucromycetes) . . . . .                    | 129 |



|                                                                    |     |
|--------------------------------------------------------------------|-----|
| РАДЗИЕВСКАЯ М.Г. Биологическая концепция вида у гимено-            |     |
| мицетов: род <i>Armillaria</i> . . . . .                           | 139 |
| РАЙТВИЙ А. Проблемы рода у дискомицетов . . . . .                  | 149 |
| СИМОНЯН С.А., ГЕЛЮТА В.П., ЗАКОРДОНЕЦ О.А. Поверхностная           |     |
| структура конидий – один из основных видовых кри-                  |     |
| териев рода <i>Leveillula</i> Arnaud ( <i>Erysiphaceae</i> ) . . . | 159 |
| ТОБИАС А.В. К вопросу о родовом и видовом критериях в              |     |
| порядке <i>Phacidiales</i> . . . . .                               | 165 |
| ТОМИЛИН Б.А. Вид у грибов как понятие и как таксономичес-          |     |
| кая категория . . . . .                                            | 171 |
| ХОХОРЯКОВА Т.М. Концепция политипического вида применитель-        |     |
| но к систематике фитопатогенных аскомицетов . . . .                | 181 |
| ЧЕРЕПАНОВА Н.П. К вопросу о виде у пиреномицетов . . . . .         | 189 |

## CONTENTS

|                                                                                                                                                |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| E. PARMAS <sup>T</sup> O: The species problem in Fungi . . . . .                                                                               | 9   |
| Lar.N. VASILJEVA: On the problem of naturalness of higher<br>taxa . . . . .                                                                    | 36  |
| S.P. WASSER: Problem of species and intraspecific taxa in<br>Agaricales s. l. . . . .                                                          | 45  |
| M.N. GVRITISHVILI: Theoretical and practical aspects of<br>species concept in Micromycetes . . . . .                                           | 54  |
| O.K. GOVOROVA and Z.M. AZBUKINA: The importance of spore<br>morphology in species delimitation in Ustilaginales .                              | 60  |
| M.V. GORLENKO: On the taxonomy of the order Erysiphales . . .                                                                                  | 66  |
| I.A. DUDKA: The problem of species and taxonomic criteria<br>in the anamorphs of the "higher" Fungi . . . . .                                  | 79  |
| Ju.T. DJAKOV: Genetic concept of species and genus in Fungi .                                                                                  | 89  |
| B. KULLMAN: Revealing group structures in Pezizales. A hy-<br>pothesis on an evolutionary species embracing the<br>genus Scutellinia . . . . . | 100 |
| N.V. MACKEVIČ and T.V. TEPLJAKOVA: Intraspecific polymor-<br>phism of Deuteromycetes in pure culture . . . . .                                 | 112 |
| N.V. MIRONENKO and S.A. BULAT: The protoplast fusion method<br>and its use for taxonomy of Deuteromycetes . . . . .                            | 118 |
| G.I. NAUMOV: Genetic problems in the classification of yeast<br>species . . . . .                                                              | 127 |
| Ju.K. NOVIŽILOV: Genus and species criteria in the taxonomy<br>of Myxomycetes . . . . .                                                        | 137 |

|                                                                                                                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| M.G. RADZIEWSKAYA: Biological species concept in Hymenomyces: the genus Armillaria . . . . .                                                                                     | 147 |
| A. RAITVIIR: The problem of genus in Discomycetes . . . . .                                                                                                                      | 157 |
| S.A. SIMONJAN, V.P. HELUTA and O.A. ZAKORDONEC: Surface structure of the conidia: one of the principal specific criteria in the genus Leveillula Arnaud (Erysiphaceae) . . . . . | 164 |
| A.V. TOBIAS: On the criteria of genus and species in Phacidiales . . . . .                                                                                                       | 170 |
| B.A. TOMILIN: Fungal species as a concept and as a taxonomic category . . . . .                                                                                                  | 180 |
| T.M. KHOKHRYAKOVA: Polytypic species concept in relation to the taxonomy of phytopathogenic Ascomycetes . . . . .                                                                | 188 |
| N.P. CHEREPANOVA: On species problem in Pyrenomycetes . . . . .                                                                                                                  | 194 |

## ПРОБЛЕМА ВИДА У ГРИБОВ

Что такое проблема вида в биологии? По Э. Майру (Mayr, 1982, p. 285), так называемую проблему вида можно редуцировать простому выбору между двумя альтернативами: виды - или реальность в природе, или же теоретические конструкции человеческого разума. Однако, по мнению большинства биологов, интересующая нас проблема не так проста; добавим, что и само понятие *реальность* далеко не однозначно (см. с. 13). Статьи настоящего сборника показывают, что для различных микологов слова *проблема вида* имеют очень различное значение.

Пути развития эволюционной теории и генетики привели после долгих споров и противоречий в конце 1930-х годов к плодотворному синтезу - к созданию синтетической теории эволюции (СТЭ). СТЭ стала теоретической базой учения о виде (эйдологии) - науки, которая еще далека от целостности, но которая сейчас переживает бурный период поиска и быстрого развития. Кстати сказать, воинственно атакующий неокреационизм пока не сумел ощутимо мешать развитию эйдологии, несмотря на все увеличивающееся количество антидарвинистских публикаций (см., напр., Webster, Goodwin, 1982). Серьезная борьба между двумя подходами еще впереди: эволюционная эйдология тесно связана с наукой о классификации, а фенетика (вкл. т. н. нумеральную таксономию) открыта для любых разновидностей антиэволюционизма. Ведь многие представители современной фенетики считают выяснение сходства организмов и создание на этой базе общей классификации задачами, которые можно достичь, игнорируя филогению органического мира (см. Farris, 1979).

Можно предполагать, что СТЭ должна служить основой систематики организмов (вкл. грибы). Приходится все же признать, что настоящего синтеза систематики (таксономии) и СТЭ еще не достигнуто. Имеются даже сторонники их независимого развития (Старобогатов, 1985, с. 7-12; см. и Томилин, с. 171)\*. На пути сближения совре-

---

\*Ссылки на авторов с указанием страниц, но без года, обозначают работы, опубликованные в настоящем сборнике.

менной эволюционной теории и систематики немало препятствий. Представители этих двух наук говорят нередко еще на различных языках. Основные категории таксономии – додарвинские. Понятиям микроэволюции *полувид*, *популяция*, *интерстерильная группа*, *дим* и др. нет законного места в языке систематиков. Понятия систематики *разновидность* и *форма* – бессодержательные для эволюциониста. Практическая систематика организмов, в том числе грибов, перегружена массой малоинформационных описаний видов и др. таксонов, составленных на основе узко-типологического подхода. В гербариях десятки миллионов образцов десятков тысяч видов, о природном варьировании которых мы почти ничего не знаем. Систематик не имеет права оставить их в стороне и заниматься экспериментальным изучением удобных для него нескольких модельных видов. Одна из его обязанностей – расширить арсенал методик изучения этого богатого материала по огромному разнообразию грибов. Вторая задача – связывать конкретные вопросы систематизации с положениями эйдологии и СТЭ.

В такой обстановке любые попытки микологов-систематиков искать пути приближения таксономии к эволюционному учению заслуживают одобрения. Такой подход – пожалуй единственное, что связывает отчасти весьма дискуссионные статьи настоящего сборника. Возможно, будет когда-то и время усовершенствования какой-то целостной системы взглядов, но сейчас – время дискуссий.

#### Что такое концепция, определение, стандарт вида

Понятие *концепция вида* можно встретить в работах биологов (вкл. микологи) в самых различных значениях. Многие авторы считают, что различить крупные или мелкие по объему виды – это две различные концепции. Другие говорят "о концепции вида в роде N", подразумевая при этом совокупность признаков (критериев), используемых в данном таксоне для различения видов (напр., Kreisel, 1974). Систематики-эволюционисты называют нередко концепцией вида комплекс основных принципов выделения видовой категории (напр., Mayr, 1957; Вассер, с. 39). В то же время некоторые из них то различают концепцию и определение (дефиницию), то считают их синонимами (напр., Э. Майр).

Концепции различных уровней были четко различены Й.Р. Бэудри

(Beaudry, 1960, p. 220). В первую группу концепций он соединил теоретические, в другую – рабочие концепции, применяемые в таксономической практике. Еще яснее это различие показано К.М. Завадским (1961, 1968), который считает необходимым строго разграничить понятия "теория вида" и "практический стандарт вида в систематике". Но и он не всегда отличает различные понятия; напр., в своей работе 1961 г. он говорит то о морфологической концепции вида, то о морфологическом стандарте вида.

Целесообразно более четко определить основные понятия, используемые в учении о виде (эйдологии):

*Концепция* вида – это основные принципы выделения видовой категории. В настоящее время в биологии в ходу только несколько концепций – напр., номиналистическая, типологическая, биологическая, концепция эволюционного вида и др.

*Определений* (дефиниций) вида опубликовано не менее трех сотен, а возможно и больше. В определении вида обыкновенно указывают и общие признаки вида, и свойства вида. В рамках одной концепции возможны многие определения вида; отчасти они отражают различия авторов в том, что нужно считать наиболее существенным; но главное в том, что в различных определениях отражается неравноценность видов, огромное разнообразие видовых таксонов. В этом и причина, почему попытка дать одно, исчерпывающее определение вида – дело безнадежное.

*Практический стандарт* вида – это "краткая инструкция – характеристика вида как классификационной единицы, т.е. принятый систематиками шаблон, по которому устанавливаются границы и объем описываемого вида" (Завадский, 1961, с. 25). Количество возможных стандартов большое, и зависят они, в первую очередь, от специфики изученного таксона (группы организмов). Стандарт вида соответствует более или менее совокупности критериев, на основании которых практически производится выделение вида (Завадский, 1961).

Все указанные выше понятия, с точки зрения логики, – определения вида, которые отличаются друг от друга различным удельным весом абстрактного и конкретного. Они взаимосвязаны и до некоторой степени взаимозависимы. Поэтому желание многих микологов ограничиться в своей деятельности практическими стандартами вида и избегать "лишних" для них проблем концепций вида ведет или к эклекти-

цизму, или же к несознательному подчинению отжившим свой век идеям номиналистической или типологической концепций вида.

### Реальность таксономических категорий

Многие авторы считают нужным особо подчеркивать реальность видовой категории и реальность видов - в настоящем сборнике, напр., И.А. Дудка, Б.А. Томилин; в книгах В.Л. Комарова (1940), Завадского (1968), Тимофеева-Ресовского, Воронцова и Яблокова (1977), в статье А.Л. Тахтаджяна (1984) этому вопросу посвящено много внимания. И это во время, когда мало кто утверждает нереальность вида, т. е. отстаивает номиналистическую концепцию вида. В.Грант (Grant, 1981) даже считает, что и они - авторы старшего поколения. Против кого тогда эти, отчасти довольно страстные утверждения: вид действительно реален? Против Ч. Дарвина, который интересовался происхождением и изменением, а не стабильностью видов (Darwin, 1882)? Или против авторов, которые видят диалектику видовых таксонов: они и субъективно различаемые, и объективно существующие феномены природы (Stebbins, 1969)?

Реальность родов и высших таксономических единиц утверждают, напр., Лар.Н. Васильева (с. 30) и А. Райтвийр (с. 151). Большинство же биологов отрицает реальность надвидовых категорий. Напр., М. Бекнер (Beskner, 1959, p. 68) утверждает: отношения между членами высших таксонов не биологические, не динамические, не казуальные и в этом смысле не реальные и не объективные; они - отношения исторические и абстрактного морфологического сходства.

Глубокая вера в реальность таксонов, в частности вида, вызывает некоторые недоразумения. Если виды реальны - как можно спорить об объеме вида, говорить о "мелких" и "крупных" видах? Если виды реальны, задача систематика довольно прямолинейная: найти реально существующие в природе виды, составить обстоятельные описания и систематизировать их. Так рассматривает задачи систематики, напр. Т.В. Кюйпер (Kuiper, 1985). Такой подход мало чем отличается от того, как систематики ставили перед собой задачи в додарвинские времена.

Дело не так простое. Во-первых, следует различить реальность видовой категории и видовых таксонов как определенных групп организмов (см. и Heywood, 1963, p. 27; Vosk, 1974, p. 384). Но глав-

ное, необходимо уточнить: что такое реальность? Уже Бекнер (Beskner, 1959, p. 67) писал: слово "реальный" - суггестивное, но едва ли достаточное для точной передачи, что именно систематик имеет в виду. А.А. Любищев (1982) подтвердил, что имеются разные виды и разные степени реальности. Философ Р.С. Карпинская недавно (1984, с. 69, 80-81, 87-88) высказала вполне четко: все, что существует, является реальным, но реальным по-разному. Имеется разнообразие форм существования биологической реальности. Очевидно, что систематик оперирует с иным "видом реальности", нежели эволюционист, эколог, этолог и т. д. И - без всякой иронии - Карпинская писала (1984, с. 87): "В понятии реальности непременно присутствует не только знание, но и убеждение".

Несомненно, систематикам целесообразно подходить к реальности видов с прагматической точки зрения: реальность видов - это возможность их разумно дефинировать (reasonable definability) (Johnson, 1968, p. 27). Определение рода редко можно встретить в литературе, а высших таксономических категорий невозможно точно дефинировать (Beskner, 1959, p. 72).

Понятие вида - отражение существующей в природе, исторически возникшей формы существования живого. Вид как форма существования живого - продукт эволюции (см. Завадский, 1968; Маур, 1969; Тахтаджян, 1984 и др.) и в ходе исторического развития несомненно проходил целый ряд различных состояний. Виды - не однообразные в различных таксономических группах, у организмов с различными типами внутривидовой генетической системы (см. Du Rietz, 1930; Camp, Gilly, 1930 - о типах видов, различающихся по генетической системе; Купревич, 1949 - о различиях видов у автотрофных растений и гетеротрофных "растений", у сапротрофов и паразитов). Степень реальности зависит от интегрированности индивидов внутри вида и не может быть одинаковой у различных типов видов.

Что же касается родов и высших таксономических категорий, то эти проблемы намного меньше разработаны в биологии, чем проблема вида. В предметных указателях большинства книг по основам систематики нет слова *род*, или же в книге рассматривают только историческую сторону вопроса (Маур, 1982, p. 175-177, 197). В практической систематике род - таксон, который можно делить или какие можно соединить, в зависимости от желания автора, тенденции данного перио-



да. Различия между родами далеко не всегда ясные (см. Cain, 1954, р. 89). Со времени Ж.П. де Турнефора (1694) к определению рода добавились только слова о том, что род объединяет филогенетически родственные виды. Кстати сказать, любая дефиниция рода пригодна не хуже и для таких категорий как подрод, семейство или порядок.

Как шатко понятие рода в микологии, это хорошо видно из статьи Б. Куллман (с. 91-100): *Scutellinia* - для остальных микологов - род, а для нее - что-то вроде агамного комплекса. Новый подход Райтвйра - изучение родов с топологической точки зрения дает нам некоторую надежду, что ранг рода действительно может выделяться среди других рангов систематики. Но пока большинство родов грибов с этой новой точки зрения еще не изучено, нам остается один, весьма ненаучный подход - посмотреть во все стороны: как сейчас принято разграничивать роды, крупные или мелкие роды сейчас в моде. И следовать примеру большинства.

#### Биологическая концепция вида и унипарентальные организмы

Биологическая концепция вида стала в последние десятилетия наиболее распространенной концепцией. Скрещиваемость образующих вид особей включена, например, в дефиницию вида в "Словаре ботанических терминов" (Дудка, 1984, с. 40). В настоящем сборнике ряд авторов считает майровскую концепцию вида основоположной (Наумов, с. 119; Томилин, с. 172 и др.). Как ни странно, многие авторы настоящего сборника признают концепцию Майра именно в таком виде, как она была сформулирована в 1957 г., а не его более позднюю версию, в которой включена и экологическая определенность (Mayr, 1982, р. 273: "Вид - это репродуктивное сообщество популяций (репродуктивно изолированное от других), занимающее в природе специфическую нишу").

Биологическая концепция вида подчеркивает одну, несомненно очень важную сторону вида: генетическую обособленность и интеграцию генофонда вида потоком генов (скрещиванием). Майр (Mayr, 1982, р. 273) считает, что его дефиниция не позволяет определить видовые таксоны. Фактически именно в микологии на базе этой концепции широко применяют тест нескрещиваемости (incompatibility test) как критерий определения видов (см. обзоры: Boidin, 1977; Boidin, Lanquetin, 1984).

Биологическую концепцию вида критиковали с разных позиций - сомневались в значении ограниченного обмена генами между изолированными популяциями, упрекали концепцию в неоперационности, указывали на редукционалистский подход к решению проблемы вида, и др. (см. напр., Завадский, 1968; Sokal, Crovello, 1970; Степанян, 1983; Тахтаджян, 1984; Mishler, 1986). Но главное в том, что концепция эта неприменима к унипарентальным организмам (асексуальные и унисексуальные виды, апомиктические группы, первично гомоталлические организмы и т. д.), а таких среди грибов очень много. Некоторые авторы, включая самого Майра, утверждали, будто биологическая концепция вида применима и у унипарентальных организмов (Mayr, 1957; Löve, 1964), или же служит подходящим фоном при оценке применяемых в таксономии признаков (Stafleu, 1969). Как эти положения применять в практической работе систематика - непонятно (см. и Heywood, 1983, p. 88; Parmasto, 1985, p. 372).

Остаются две возможности. Первое - отрицать существование видов у унипарентальных организмов (Turrill, 1939; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977; Томилин, с. 173), или считать их не настоящими видами (Grant, 1981, p. 56; Dobzhansky, см. Wiley, 1981: *pseudospecies*). Этому утверждению противоречит концепция универсальности видовой формы жизни, которая основывается на очень богатом фактическом материале. Очень многие биологи (напр., Du Rietz, 1930; Simpson, 1961; DeBach, 1969; Stanley, 1979; Wiley, 1981; Sturhan, 1983; Степанян, 1983) считают, что и у унипарентальных организмов вполне возможно различить виды. Относительно грибов это положение четко высказали и Лар.Н. Васильева (1985), автор настоящей статьи (Parmasto, 1985), И.А. Дудка (с. 72), Ю.Т. Дьяков (с. 81) и др. Следует и отметить, что внутривидовая изменчивость унипарентальных видов меньше, чем у бипарентальных видов (Hamrick et al., 1979; Parmasto, Parmasto, 1985). Вышеизложенное позволяет сделать только один вывод: биологическая концепция вида - частная концепция, применимая для многих, но не для всех видов (Parmasto, 1985; см. и Дудка, с. 72; Дьяков, с. 81).

Остается еще вопрос, поднятый Б.А. Томилиным (с. 172): значит ли отрицание абсолютного характера биологической концепции вида отрицания СТЭ? Такой зависимости автор этой статьи не видит.

## "Несовершенные грибы"

Деитеромицеты (Deuteromycetes) или Несовершенные грибы составляют ок. 26% от всех видов грибов (Hawksworth et al., 1983, p. 266). Неизвестно, сколько из этих видов потеряли или никогда не имели полового процесса. Многие микологи думают, что количество анаморфных видов очень высокое; другие (напр., Luttrell, 1979, p. 264) сомневаются в этом. В любом случае, унипарентальные дейтеромицеты существуют и представляют из себя группу, в которой разграничение видов нередко затруднительно. М.А. Донк использовал для этих грибов понятие *автономный псевдовид* – модификацию термина Т. Добжанского *pseudospecies* –, который он применил для бесполой видов. Для ортодоксных сторонников биологической концепции вида видообразования не может быть даже в случае наличия парасексуального процесса (Mettler, Gregg, 1969).

С другой стороны, некоторые авторы утверждают, что гетерокариозис, гетерозиготность и парасексуальный процесс могут быть частым явлением у гомоталлических грибов, в частности у дейтеромицетов (Билай, 1974, с. 308–309; Сидорова, 1981, с. 467; см. также Olive, 1953, p. 524), и могут компенсировать отсутствие полового процесса (см. Дудка, с. 70). Следует все-таки напомнить, что пока не известны случаи гетерокариозиса между дикими дикариотическими изолятами грибов (Todd, Rayner, 1980, p. 342), а широкое распространение парасексуального процесса в природных условиях у дейтеромицетов тоже еще не доказано. Строить же теории на основе догадок – недопустимо. Можно, конечно, исходить из утверждения Майра (Mayr, 1959), Тимофеева-Ресовского, Воронцова и Яблокова (1977) и многих других, что у агамных организмов всегда наблюдается, хотя бы временно и в ограниченной мере, обмен генами в популяции. Примером такого ограниченного обмена могут служить агамные комплексы в некоторых группах цветковых растений (*Taraxacum*, *Alchemilla* и др.), но эти организмы – слишком отдаленные от дейтеромицетов, чтобы провести параллель между ними. Можно только предполагать, что и у дейтеромицетов определяющими факторами, делающими возможным существование видов, являются стабилизирующий отбор и эпигенетический видовой гомеостазис, о механизме которого мы пока мало знаем.

Как и у предполагаемо гомоталлических базидиальных грибов, для

уточнения практических стандартов вида большое значение имеет установление размаха варьирования признаков у предполагаемых видов дейтеромицетов, а также большая осторожность в применении свойств вида - данных о его специализации (см. Дудка, с. 74).

#### Интерстерильные группы. Подвиды

В последние десятилетия у многих видов грибов обнаружены *интерстерильные группы*. Исходя из биологической концепции вида, эти группы - настоящие и хорошие виды, но отличаются они отсутствием ряда общих признаков вида: отсутствуют ясные морфологические различия, географическая и экологическая определенность. Иногда такая "группа" состоит из только одной (экспериментально изученной) особи. Заслуживают ли такие группы выделения и наименования как самостоятельные виды? Некоторые авторы считают, что да - особенно когда наблюдаются различия в ареалах этих групп (напр., Ginns, 1984). Большинство микологов, изучавших их подробно, сомневаются в необходимости такой процедуры (Fries, 1985; Ullrich, Andersson, 1978; Радзиевская, с. 140-141); такого же мнения В.У. Проктор (Proctor, 1972) и Б.Д. Мишлер (Mishler, 1986), изучавшие интерстерильные группы у мхов. Если нескрещиваемость между близкими организмами определяется иногда только различием одного гена, то безусловное применение биологической концепции (в данном случае - практического стандарта) вида приведет к потере современного понимания вида.

Примером истолкования интерстерильного образца в качестве вида может служить кортициевый гриб *Peniophora similis* Reid. "Вид" этот найден только один раз (на о-ве Корсика) и оказался несовместимым с морфологически близким *P. quercina*. Автор нового вида обнаружил и некоторые микроморфологические различия (Reid, 1968), но при изучении варьирования *P. quercina* автором настоящей статьи оказалось, что все признаки *P. similis* - в пределах варьирования признаков *P. quercina*.

А. Давид и Б. Декатр (David, Déquatre, 1984) ввели недавно в систематику грибов понятие, заимствованное у энтомолога С.Г. Кирьякова, *ультравид* для обозначения пары "биологических видов", которые отличаются друг от друга только типом "сексуальнос-

ти". Так, например, они различают трутовые грибы *Antrodia malicola* (Berk. et Curt.) Donk (гомоталличный) и *A. submalicola* David et Déquatre (биполярный). Ультравид в таком понимании - вид, в составе которого можно различить возвышенные в ранг биологического вида интерстерильные группы.

Противоположная по существу проблема - как относиться к таким подвидам, которые полностью интерфертильные в условиях эксперимента, но имеют географически полностью изолированные ареалы, отличаются четкими морфологическими признаками и экологией. Известный пример - *Auricularia polytricha* в Австралии и в Ассаме (Duncan, 1972).

Но следует учесть, что не только генетическая изоляция, но и большие различия в фенотипе могут быть вызваны одногенной мутацией (Esser, Kuenen, 1967).

Изложенное выше еще раз показывает, что применение только одной (хотя и очень важной) критерии для разграничения видов - проявление "биологического механицизма". Автор склонен согласиться с Дж. Хаксли (Huxley, 1940, p. 11): морфологические различия, нескрещивание, стерильность гибридов; экологическая, географическая или генетическая определенность - все необходимо учесть, но ни один из них отдельно не является определяющим. В то же время существование видов-двойников, интерстерильных групп и сильно различающихся друг от друга, но свободно скрещивающихся (в условиях чистой культуры) подвидов принуждает нас отказаться от милого желания, что видовую принадлежность в с е х экземпляров в с е х видов в с е г д а можно легко определить. Такое требование выдвинуто, например, Купревичем (1949) и Бочанцевым и Липшицем (1955). Идея о четком различии *естественных* видов нередко основывается на "феномене Шимкевича": существует зависимость между четкостью границ вида и численностью образцов в музее (Шимкевич, 1907). Требовать наличия ясного морфологического hiatus между видами, а в частности - между гербарными экземплярами различных видов - наивный анахронизм.

## Общая концепция вида

Номиналистическая и типологическая концепции вида не соответствуют современным знаниям о сущности вида. Биологическая концепция вида оказалась только частной концепцией, пригодной для применения у многих, но не у всех групп организмов. Исходя из универсальности видовой категории у эукариотов (что мало кем оспаривается), остается только два пути: или разделить виды на настоящие виды и псевдовиды (как делают ортодоксальные сторонники биологической концепции вида), или же искать возможности применения другой, более охватывающей реальные феномены парадигмы. Как одной концепции вида подчиняются несколько определений вида и множество практических стандартов вида, так и общая концепция вида может включить несколько частных концепций вида, в том числе и биологического (Майра) и эволюционного вида (Симпсона).

Происхождение и существование видов связано не только возникновением и наличием общего генофонда, но и действием естественного отбора во всех его формах. Сходство генотипов (и фенотипов) у разных организмов одного вида определяется их общим происхождением, стабилизирующим отбором и обменом генами. Биологическая концепция вида делает главный упор на последнее – несмотря на то, что у огромного количества организмов оно имеет ограниченное значение или отсутствует. Общая концепция вида должна учитывать, в первую очередь, общее происхождение и определяющую роль естественного отбора, которые являются общими для видов в с е х эукариотов. Идею об определяющей роли отбора и эпигенетического гомеостаза выдвигали ряд авторов (напр., Ehrlich, Raven, 1969; Mishler, 1986; Старобогатов, 1985). На необходимость и возможность создания общей концепции указано и раньше (см., напр., Шкарупа, 1984). В одной из своих последних работ автор (Parmasto, 1985) уже показал, что концепция селекционного вида К.Н. Слободчикова (Slobodchikoff, 1976) применима равно как для унипарентальных, так и для бипарентальных организмов. Но общая концепция вида, по-видимому, еще ждет основательной разработки связанных с ней сложных проблем.

## ' Вид как надвидовая категория - ?!

Существование видов-двойников и микровидов наряду с другими организмами и у грибов - явление уже более или менее признанное немалым числом микологов. И все же, существование таких "криптических видов" - факт неприятный для многих микологов и некоторой части фитопатологов. Неудобства, связанные с определением этих видов, - очевидны. Кроме того, многие систематики организмов чувствовали, что такие виды как-то неполноценны и считали необходимым близкие виды соединить в какие-то более крупные, обобщающие. Категорию таких групп называли по-разному: коллективный вид (*species collectiva* - понятие, введенное в монографиях "Engler's Pflanzenreich" в начале настоящего столетия); линнеон (Lotsy, 1925); ценовид (Turesson, 1922); Artenkreis (Rensch, 1929); политипный вид; надвид (*superspecies* - Mayr, 1931; Stanley, 1979, p. 165: "Монофилитическая группа четко различающихся друг от друга видов, имеющих аллопатрические ареалы"; Sturhan, 1983: монофилитическая группа видов-двойников, полувидов, унипарентальных и полиплоидных таксонов; Amadon, 1966 и Степанян, 1983; группа бывших рас одного вида, которые сейчас достигли статуса самостоятельных видов; Wiley, 1981, p. 69: группа видов-двойников); агрегатный вид (Manton, 1958). Грант (Grant, 1981, p. 36) считал, что виды-двойники можно для рутинной идентификации соединить в группу, которую следует назвать единицей "музейной таксономии" - таксономическим видом.

В нашем сборнике (с. 91-100) Б. Куллман выдвинула идею назвать группу близкородственных гомоталличных микровидов, которые составляют "ядро" рода *Scutellinia*, эволюционирующим видом, а составляющие его микровиды и димы - морфами. По существу, идея эта не отличается от предложения Майра (Mayr, 1958, p. 112) соединить "расы" асексуальных организмов в коллективные виды. Но у Куллман аналогичное к агамно-половому комплексу цветковых растений явление получило еще одно название, а два более или менее ясных термина (эволюционирующий вид = *evolutionary species*, и морфа) получили "дополнительные" новые значения.

Введение указанных выше многочисленных терминов для обозначения группы близких видов нередко и остро критиковалось, в первую очередь - из-за отсутствия ясного содержания и ясных границ (см., напр., Neuwold, 1963). Следует напомнить, что в "Международном ко-

дексе ботанической номенклатуры" (Voss et al., 1983) наиболее мелкие надвидовые категории – подряд и ряд, и применение терминов надвид и др. в качестве таксономических категорий является незаконным. Термины *надвид*, *коллективный вид*, *ценовид* не только нелогичны (виды, которые соединяют виды!), но вредны и тем, что при их использовании теряется понятие вида как основной единицы эволюционной таксономии.

Идея, будто использование категории коллективных или других "укрупненных" видов служит интересам практики, – порочная. Соединение близкородственных специализированных видов в одно ведет к неправильному пониманию их биологических особенностей и применению нерациональных мер борьбы с вредными в сельском и лесном хозяйстве видами.

#### Статистический подход к описанию вида

Вид – совокупность особей, которые отличаются друг от друга незначительно, а иногда и значительно благодаря варьированию (почти) всех признаков. Завадский (1968, с. 167) отметил *численность* как первую среди общих признаков, присущих всем видам.

Внутривидовое варьирование – общеизвестный факт, значение которого прекрасно известно всем систематикам, но который все-таки недостаточно учитывают при описании новых видов, а также при составлении "флор" и "определителей". 73% новых для науки видов, описанных в 10 последних томах "Новости систематики низших растений" и "Mycotaxon" описаны на основе только одной коллекции. Такие описания не позволяют понимать размах варьирования этих видов, а из-за этого во многих случаях невозможно понять, действительно ли и чем именно они отличаются от других видов.

Несмотря на длительный отрицательный опыт, не прекратились попытки обнаружить какие-то чудо-признаки, которые не варьировали бы и дали бы возможность безошибочно различить близкие виды. Еще недавно такими считали изоэнзимограммы, полученные методом электрофореза экзоферментов. Хотя этот метод и позволяет элиминировать часть фенотипического варьирования, внутривидовое варьирование генотипа никуда не исчезнет. Многие микологи относятся к культурным признакам, а также к данным по ультраструктуре оболочки спор и др. микроскопических элементов с предвзятым убеждением, будто эти при-



наки - стабильные в пределах вида. Автор настоящей статьи относится весьма скептически к подобным утверждениям некоторых авторов настоящего сборника, как и к слишком большим надеждам на сравнительное изучение структуры генома у единичных особей родственных видов. Изучение образцов любыми "сверхсовременными" методами дает достоверные результаты только в том случае, когда изучена вариабельность того или другого признака. Оценку же варьированию признака допустимо дать т о л ь к о после того, когда изучено достаточное количество экземпляров. "Удовлетворительная требованиям трактовка популяций требует безусловного применения статистических концепций и использования, хотя бы только простейших, статистических методов" (Simpson et al., 1960). Исходя из этого, для убеждения других микологов недостаточно сказать, что данный признак "мало варьирует". Вариацию признака следует указать, используя статистические параметры (напр., коэффициент вариации) и не забывая о существовании понятия д о с т о в е р н о с т ь.

#### ЛИТЕРАТУРА

- БИПАЙ В.И. Основы общей микологии. Киев, 1974. БОЧАНЦЕВ В.П., С.Ю. ЛИПШИЦ. К вопросу об объеме вида у высших растений. - Бот. ж., 1955, т. 40, в. 4, с. 542-547. ВАСИЛЬЕВА Лар.Н. Комбинативный принцип в систематике пиреномицетов. - Комаровские чтения (Владивосток), 1985, в. 32, с. 14-56. ДУДКА И.А. (ред.) Словарь ботанических терминов. Киев, 1984. ЗАВАДСКИЙ К.М. Учение о виде. Л., 1961. ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. КАРПИНСКАЯ Р.С. Теория и эксперимент в биологии. Мировоззренческий аспект. М., 1984. КОМАРОВ В.Л. Учение о виде у растений. М.-Л., 1940. КУПРЕВИЧ В.Ф. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. М.-Л., 1949. ЛЮБИЩЕВ А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М., 1982. СИДОРОВА И.И. Класс дейтеромицеты, или несовершенные грибы. - В кн.: М.В. Горленко (ред.) Курс низших растений. М., 1981, с. 461-476. СТАРОВОГАТОВ Я.И. Проблема видообразования. - Итоги науки и техники. Общая геология, 1985, т. 20, с. 1-94. СТЕПАНЯН Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М., 1983. ТАХТАДЖЯН А.Л. Предисловие редактора перевода. - В кн.: В. Грант. Видообразование у растений. М., 1984, с. 5-9. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., Н.Н. ВОРОНЦОВ, А.В. ЯБЛОКОВ. Краткий очерк теории эволюции. Изд. 2-е. М., 1977. ШИМКЕВИЧ В.М. Уродства и происхождение видов. СПб., 1907. ШКАРУПА А.Г. О единой, эволюционной концепции вида. - Тез. докл. VII конф. по спорам раст. Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1984, с. 75-76. AMADON, D. The superspecies concept. - Syst. Zool., 1966, v. 15, p. 245-246. BEAUDRY, J.R. The species concept: its evolution and present status. - Rev. Can. Biol., 1960, v. 19, N 3-4, p. 219-240. BECKNER, M. The biological way of thought. New York., 1959. БОСК, W.J. Philosophical foundations of classical evolutionary classifica-

tion. - Syst. Zool., 1974, v. 22, p. 375-392. BOIDIN, J. Intérêt des cultures dans la délimitation des espèces chez les Aphyllophorales et les Auriculariales. - In: H. Cléménçon (ed.), The species concept in Hymenomycetes. Vaduz, 1977, p. 277-239. BOIDIN, J., P. LANQUETIN. Répertoire des données utiles pour effectuer les tests d'intercompatibilité chez les Basidiomycetes. I. Introduction. - Cryptog., Mycol., 1984, v. 5, p. 33-45. BURNETT, J.H. Speciation in fungi. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1983, v. 81, p. 1-14. CAIN, A.J. Animal species and their evolution. London, 1954. CAMP, W.H., C.L. GILLY. The structure and origin of species. - Brittonia, 1943, v. 4, N 3, p. 323-385. DARWIN, Ch. On the origin of species... 6th ed. London. 1882. DAVID, A., B. DÉQUATRE. Deux "ultraspecies": *Antrodia malicola* (Berk. et Curt.) Donk et *A. ramentacea* (Berk. et Br.) Donk (Basidiomycetes, Aphyllophorales). - Cryptog., Mycol., 1984, v. 5, p. 293-300. DeBACH, P. Uniparental, sibling and semi-species in relation to taxonomy and biological control. - Israel J. Entomol., 1969, v. 4, p. 11-28. DUNCAN, E.G. Microevolution in *Auricularia polytricha*. - Mycologia, 1972, v. 64, p. 394-406. DU RIETZ, G.E. The fundamental units of biological taxonomy. - Sv. Bot. Tidskr., 1930, v. 24, N 3, p. 333-428. EHRLICH, P.R., P.H. RAVEN. Differentiation of populations. - Science, 1969, v. 165, p. 1228-1232. ESSER, K., R. KUENEN. Genetics of fungi. Berlin; New York, 1967. FARRIS, J.S. The information content of the phylogenetic system. - Syst. Zool., 1979, v. 28, p. 483-519. FRIES, N. Intersterility groups in *Paxillus involutus*. - Mycotaxon, 1985, v. 24, p. 403-409. GINNS, J. *Hericium coralloides* N. Amer. auct. (= *H. americanum* sp. nov.) and the European *H. alpestre* and *H. coralloides*. - Mycotaxon, 1984, v. 20, N 1, p. 39-43. GRANT, V. Plant speciation. 2nd ed. New York, 1981. HAWKSWORTH, D.L., B.C. SUTTON, G.C. AINSWORTH. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi. 7th ed. Kew, 1983. HEYWOOD, V.H. The 'species aggregate' in theory and practice. - Regn. Veget., 1963, v. 27, p. 26-37. HEYWOOD, V.H. The mythology of taxonomy. - Trans. Bot. Soc. Edinb., 1983, v. 44, N 2, p. 79-94. HUXLEY, J.S. Introduction: Towards the new systematics. - In: J.S. Huxley (ed.), The new systematics. Oxford, 1940. JOHNSON, L.A.S. Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy. - Proc. Linn. Soc. New South Wales, 1968, v. 93, N 1, p. 8-45. KREISEL, H. Die Gattungs- und Artkonzeption bei Grosspilzen. - In: W. Went (Red.), Widerspiegelung des Binnenstruktur und Dynamik der Art in der Botanik. Berlin, 1974, S. 117-127. KUYPER, T.W. *Clitocybe metachroa* and the problem of the variable species. - Agarica, 1985, v. 6, N 12, p. 11-27. LOTSY, J.P. Species or linneon. - Genetica, 1925, v. 7, p. 487-506. LÖVE, A. The biological species concept and its evolutionary structure. - Taxon, 1964, v. 13, N 2, p. 33-45. LUTTRELL, E.S. Deuteromycetes and their relationships. - In: B. Kendrick (ed.), The whole fungus. Ottawa, 1979, v. 1, p. 241-264. MANTON, I. The concept of aggregate species. - Uppsala Univ. Årsskr., 1958, v. 6, p. 104-112. MAYR, E. Birds collected during the Whitney South Sea expedition. 12. - Amer. Mus. Novit., N 469, p. 1-10. MAYR, E. Species concepts and definitions. - In: E. Mayr (ed.), The species problem. Washington (DC), 1957, p. 1-22. MAYR, E. - In: Discussion. O. Hedberg (ed.), Systematics of to-day. - Uppsala Univ. Årsskr., 1958, v. 6, p. 112. MAYR, E. Where are we? - Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1959, v. 24, p. 409-440. MAYR, E.

The biological meaning of species. - Biol. J. Linn. Soc., 1969, v. 1, N 3, p. 311-320. MAYR, E. The growth of biological thought Diversity, evolution, and inheritance. Cambridge (Mass.); London, 1982. METTLER, L.E., T.G. GREGG. Population genetics and evolution. Englewood Cliffs (NJ), 1969. MISHLER, B.P. The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in Bryophytes. - The Bryologist, 1986, v. 88, N 3, p. 207-214. OLIVE, L.S. The structure and behavior of fungus nuclei. - Bot. Rev., 1953, v. 19, N 8 & 9, p. 439-586. PARMASTO, E. The species concept in Hymenochaetaceae (Fungi, Hymenomycetes). - Proc. Indian Ac. Sci. (Plant Sci.), 1985, v. 94, N 2 & 3, p. 369-380. PROCTOR, V.W. The genus *Riella* in North and South America. - The Bryologist, 1972, v. 75, p. 281-289. REID, D.A. Spring fungi in Corsica. - Rev. Mycol., 1968, v. 33, N 4, p. 232-267. RENSCH, B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, 1929. SIMPSON, G.G., A. ROE, R.L. LEWONTIN. Quantitative zoology. Revised ed. New York, 1960. SLOBODCHIKOFF, C.N. Introduction. - In: Concepts of species. Stroudsburgs (Pa.), 1976, p. 1-5. SOKAL, R.R., T.J. CROVELLO. The biological species concept: A critical evaluation. - Am. Nat., 1970, v. 104, N 936, p. 127-153. STAFLEU, F.A. A historical review of systematic biology. - In: Systematic biology. Washington (DC), 1969, p. 16-44. STANLEY, S.M. Macroevolution, patterns and process. San Francisco, 1979. STEBBINS, C.L. Comments on the search for a 'perfect system'. - Taxon, 1969, v. 18, N 4, p. 357-359. STURHAN, D. The use of the subspecies and the superspecies categories in nematode taxonomy. - In: A.R. Stone et al. (eds.), Concepts in nematode systematics. London a. o., 1983, p. 41-53. TODD, N.K., A.D.M. RAYNER. Fungal individualism. - Sci. Progr. (Oxford), 1980, v. 66, N 263, p. 331-354. TURESSON, G. The species and the variety as ecological units. - Hereditas, 1922, v. 3, p. 100-113. TURRILL, W.B. On subspecies and varieties. - Proc. Linn. Soc. London, 1939, v. 151, N 2, p. 90-95. ULLRICH, R.C., J.B. ANDERSON. Sex and diploidity in *Armillaria mellea*. - Exper. Mycol., 1978, v. 2, p. 119-129. VOSS, E.G. et al. (eds.) International code of botanical nomenclature. Regn. Veget., 1983, v. 111, p. 1-472. WEBSTER, G., B.C. GOODWIN. The origin of species: A structuralist approach. - J. Social Biol. Struct., 1982, v. 5, N 1, p. 15-47. WILEY, E.D. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. New York, 1981.

## THE SPECIES PROBLEM IN FUNGI

What is the species problem in biology? According to E. Mayr (1982, p. 285) it "can be reduced to a simple choice between two alternatives: Are species realities of nature or are they simply theoretical constructs of the human mind?" However, for most of the biologists the problem is not so simple, and even the term *reality* is not a quite clear one (see below). The articles of this collection of papers demonstrate how differently the fungal taxonomists interpret the words "species problem".

It may be presumed that the theory of synthetic evolution ought to be the basis for the modern taxonomy; but the synthesis so needed for the taxonomists is still far away. The two sciences have even different languages: the microevolutionary terms *semi-species*, *population*, *intersterile group*, *deme* are alien to taxonomy; the terms *variety* or *form* are pointless in microevolution studies. The attempt of the authors of this collection to integrate the achievements of the two branches of knowledge for better systematics of fungi is welcomed, even if the results of these attempts are partly quite disputable.

There are some important terms used in very different ways by different biologists which ought to be clearly defined for better understanding of each other. The very first is the species concept. It has been used in all possible meanings; even Mayr has put it in a pair with species definition sometimes, and K.M. Zawadskij with species standard. We propose to use the terms in such a way:

*Species concept* is a short expression of the most essential principles for distinguishing the species category. There are only a few species concepts in modern biology (the typological, biological, etc.).

*Species definition* is based on a species concept: essential characters and qualifications of the species have been included in the definitions, which vary from author to author. The inequality of species in different groups and the existence of dif-

ferent types of species are one of the causes why hundreds of definitions have been published.

(Practical) *species standard* is a short instruction or a model - a complex of criteria used for species delimitation in a certain group of organisms (in a family or genus) (Zawadskij, 1961). It is the ordinary taxonomist's yardstick so frequently named species concept in purely taxonomic papers. For several authors of this collection of papers the only species problem is how to elaborate the best standard for his/her pet taxon of fungi.

All the three terms given above are logically definitions which differ from each other by the share of the abstract and the concrete.

Many biologists including several authors of this collection have paid much attention to the reality of species and higher taxa. There is much controversy in this question, too. The reality of species *category* and species *taxa* have been confused; but the main reason of the controversy is that almost none of the biologists arguing for reality has defined *what reality is*. Already Beckner (1959, p. 67) has said: "...the term 'real' is suggestive of the intent, but hardly adequate for communicating precisely what systematists have in mind". The author of this paper agrees with A.A. Ljubiščev (1982) and R.S. Karpinskaja (1984) that all that exists is real, but there are several kinds and different degrees of reality. Moreover, "the term reality includes not only knowledge but also conviction" (Karpinskaja, 1984, p. 87).

Biological species concept has been adopted by several mycologists as the only acceptable concept. The number of uniparental organisms is high in fungi, and that is why several others consider this concept to be unsuitable for many taxa. The uniparental fungi form "good" species clearly distinguishable in many cases. A considerable part of the Deuteromycetes seem to be primarily anamorphous, i.e., the holomorph and anamorph are the same in these taxa. The role of heterokaryosis and parasexuality is as a matter of fact unknown in the Deuteromycetes in *natural* conditions. To deny the existence of species in uniparental organisms is in discordance with facts; to name these taxa *pseudospecies* is

misleading. Species as the form of organization of life, and as a product of evolution is universal in eukaryotes. There are different types of species, and different particular (special) species concepts may be used accordingly. Nevertheless, a general species concept is needed in eidology as well as in taxonomy.

The origin and existence of species is associated not only with the existence of its common gene pool but also with the action of natural selection in all its forms. The similarity of genotypes in the specimens of a species is determined by common origin, (stabilizing) selection and gene flow. The biological species concept accentuates mainly the last mentioned factor. However, common origin and selection are the factors influencing all kinds of species including the uniparental ones, and that is why they must be mentioned in the first place in the general species concept.

The leading role of natural selection and epigenetic homeostasis in species stasigenesis has been asserted by some biologists. The author of this paper has demonstrated the suitability of Slobodchikoff's (1976) concept of selectional species for the taxonomy of presumably uniparental fungi of the family Hymenochaetaceae (1985).

In the amphimictic fungi the biological species concept has been used efficiently not only as a concept but also as a practical species standard. The incompatibility test based on this is widely employed in Hymenomycetes taxonomy (see Boidin, Lanquetin, 1984). One of the most complicated problems which have arisen at that is associated with the obviously considerable number of intersterile groups in several taxa of fungi. In some cases these groups are associated with morphological peculiarities and seem to have an area; these may be interpreted as biological species. In some other cases the groups are independent from morphological groups which may be distinguished in the same taxon (cf. Radziewskaya, pp. 138-148 in this collection of papers). In extreme cases a new species has been described, based on only one specimen which was incompatible with related, morphologically indistinguishable species (*Peniophora similis* and *P. quercina*). David and Déquatre (1984) have used the term *ultraspecies* for pairs of "species"

which differ from each other only by the type of "sexuality" (one of them is homothallic, the other is bipolar). The author of this paper considers such approach to be an expression of *biological reductionism*. On the other hand, such cases demonstrate the impotence of the present-day very well formalized taxonomy in naming and systematizing every living being.

It is widely accepted that there are sibling species and microspecies in most groups of organisms including fungi. It is very unpleasant for lay mycologists who want to identify all species easily. Some taxonomists, too, find that these species are somehow not quite genuine. That is why closely related sibling species have been united not into series or subseries (as would be normal according to the ICBN), but some kind of suprataxon. The terms *collective species*, *linneon*, *coenospecies*, *Artenkreis*, *superspecies*, *supraspecies*, *Macrospecies*, *polytypic species*, *aggregate species*, *taxonomic species* have been used; in this collection of papers B. Kullman has used the term *evolutionary species* (!) for big groups of microspecies. Logically these terms are incorrect: supraspecific taxa might not be called species. It has been alleged that such "broadened" species may be useful in practice, but it is an error: sibling species are usually different in their specialization, pathogenicity, toxicity, etc.

Intraspecific variability calls for statistical approach in taxonomy. There are not any miraculous stable characters for species delimitation, and that is why culture characters or data on spore wall microstructure obtained studying one or a few specimens are not of great value for taxonomy at species level. Not less than 73% of the new species of fungi have been described using only one collection nowadays; consequently, the variability of these species is unknown. The descriptions of these species burden the fungal taxonomy with informational noise not less than the very short uninformative descriptions of "herbarium species" published last century.

## К ВОПРОСУ О ЕСТЕСТВЕННОСТИ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ

В современной литературе немало работ посвящено вопросам макроэволюции, то есть процессам, связанным с происхождением и развитием высших таксонов (Goldschmidt, 1980; Stebbins, Ayala, 1981; Wright, 1982); тем самым признается реальность и естественность последних, так как не могут подвергаться этим процессам наши умственные конструкции. Роды рассматриваются как "эволюционные, то есть филогенетические, генетические и экологические единицы" (Dubois, 1981, p. 506).

Положительное решение в пользу естественности родов содержится уже в объяснении эволюционного превращения популяции в вид (Майр, 1971). Действительно, как только изолированная популяция какого-либо вида становится новым видом, тогда и остальная часть популяций родительского вида превращается в таковой, а родительский вид совершенно естественно превращается в надвидовой таксон. В процессе дальнейшей дифференциации популяций в пределах новых видов самый первый вид все больше и больше повышается в ранге, проходя "стадии" подрода, рода, секции, семейства и т.д.

Можно сказать, что роды образуются в процессе эволюции "автоматически" – при дифференциации видов, то есть в ходе микроэволюционных процессов. Поэтому нет необходимости рассматривать макроэволюцию как "автономную область исследований, которая должна развивать свои собственные теории" (Stebbins, Ayala, 1981, p. 969) в противоположность существующей теории эволюции. Абстрактной становится гипотеза о том, что за процесс возникновения высших таксонов ответственны регуляторные, а не структурные гены (Goldschmidt, 1980), так как все роды были когда-то видами. Деление эволюционного процесса (Gould, 1980) на три составляющие – дифференциацию популяций, видообразование и макроэволюцию – можно воспринимать только как сугубо условное, так как реально мы имеем дело с единым процессом: вследствие эволюционных изменений в популяциях происходит видообразование и образование высших таксонов.



У систематиков отношение к родам неопределенное: с одной стороны, привычно полагаясь на достижения теории эволюции, нельзя не признать реальность высших таксономических категорий (Медников, 1974; Schaeffer, 1976); с другой стороны, широко распространено мнение, что разграничение и ранжировка высших таксонов субъективны (Brothers, 1983). Обычно речь идет об объединении видов в роды, а не о выделении групп надвидового уровня, так как нет критерия (подобного репродуктивной изоляции на видовом уровне), на который можно было бы опереться. Как отмечает Майр (1971, с. 228): "Проблемы, связанные с классификацией высших таксонов - их можно назвать макротаксономией, - по большей части еще остаются нерешенными", и упираются эти проблемы в отсутствие метода выделения естественных групп рангом выше вида.

Разработке такого метода на отдельных группах грибов посвящен ряд работ (Васильева, 1984, 1985а, б). Исходя из превращения видов в высшие таксоны в процессе эволюции, необходимо признать возможность единого метода для выделения естественных таксонов любого ранга. Однако предлагаемый метод требует уточнения основных понятий, касающихся границ и рангов таксонов.

Понятие биологического вида обеспечивает такое представление о видовых границах, при котором последние определяются теми или иными относительными свойствами организмов, от которых зависит репродуктивная изоляция (например, различие в сроках созревания, несовместимость мицелия), то есть признаками, которые виды отличают. При этом признаки, разделяющие два таксона, как бы раскладываются на два состояния, одно из которых свойственно одному виду, другое - другому. Таким образом, по обе стороны границы, определяемой признаком (или признаками), лежат таксономические единицы одного ранга.

Общераспространенное мнение о том, что различные состояния одного и того же признака (например, менее развитое и более развитое), могут характеризовать единицы разного ранга (например, разновидность и вид), возникло при абстрактно-изолированном рассмотрении эволюирующего таксона, который в своем развитии проходит стадии разновидности, вида и рода. Однако как только мы приступаем к процессу классификации, как только начинаем сравнивать этот таксон с другими, то какого бы состояния признаки не достигли, их

составляющие (модусы, или воплощения) будут определять таксоны одинакового ранга как в пространстве, так и во времени.

Если два вида пиреномицетов отличаются числом перегородок в спорах, например, имеют 5 и 7 перегородок соответственно, то обнаружение форм с 9 или 12 перегородками поставит их сразу в статус вида, хотя бы это были единичные находки на Земле и безотносительно к их способности к скрещиванию, потому что все эти формы определяются модусами одного и того же признака "число перегородок", признанного видовым. Если в результате анализа признаков оказывается, что число перегородок различает разновидности, то и любое новое число перегородок будет характеризовать только разновидность.

От биологического вида, понятие которого дает нам равнозначность ранга двух таксонов по обе стороны границы-признаков, обеспечивающих репродуктивную изоляцию, необходимо сделать обобщающий шаг и распространить это положение на разграничивающие признаки в целом, так как репродуктивная изоляция как критерий во многих случаях себя не оправдывает (Goldschmidt, 1980). При переоценке этого критерия систематика оказалась в таком же положении, в каком находилась в старину, когда на любом единичном отличии, казавшемся важным и существенным, описывали новые виды.

Обобщенное название критерия "репродуктивная изоляция" на деле включает в себе выделение видов по самым разнообразным, часто единичным и случайным признакам: то по морфологическим, то по физиологическим, то по генетическим и т.д. Предлагаемый нами метод как раз и заключается в преодолении этого субъективизма, в поиске таких признаков, модусы которых относятся к характеристике всех таксонов рассматриваемого рода. Так как абстрактная репродуктивная изоляция перестает быть всеобщим видовым критерием и действует только при участии в ней одних и тех же признаков (так что репродуктивно изолированными могут быть и внутривидовые категории), то подобный подход можно применить и к таксонам более высокого ранга.

В сущности, все методы естественной классификации, предлагаемые различными школами систематики, представляют собой частные случаи этого общего метода выделения таксонов, примером чему служит биологический вид эволюционной школы. Если же в основе разгра-

ничения таксонов лежат признаки, состояния которых сменяют друг друга в процессе эволюционного развития, мы получаем истинно "филогенетическую систему", которую требует филогенетическая школа систематики. Однако и системы фенетической школы бывают не менее естественны, даже если они пользуют "неадаптивные" признаки или не относящиеся к сфере воспроизведения, при непременном условии, разумеется, что отношение к критериям выдержано.

В группе асколокулярных грибов есть исключительно красивая система семейства *Hysteriaceae* (Zogg, 1962), демонстрирующая образец подобного подхода, хотя и использующая его интуитивно. Здесь роды отличаются по строению и окраске спор (бесцветные и окрашенные двуклеточные, бесцветные и окрашенные фрагмоспоровые, бесцветные и окрашенные муральные формы), а виды — по числу перегородок и размерам спор. Зато семейство *Pleosporaceae* требует коренного пересмотра, так как роды в нем описаны на самых разнообразных отличиях. Родовое значение придается то длинным щетинкам на плодовых телах в сочетании со спиральным расположением спор в сумках (*Acanthophiobolus*), то коротким щетинкам в остиолярном канале (*Trichometasphaeria*), то "перевернутому" расположению спор, когда каудальная часть короче апикальной (*Paraphaeosphaeria*), то наличию придатков на концах спор в сочетании с наличием вздутой клетки (*Nodulosphaeria*) и т.п. Необходимо отметить, что даже совокупность нескольких признаков, если она характеризует всего один таксон, не может иметь большого веса на фоне группового взвешивания отличительных признаков.

Основным стимулом для возникновения высших таксонов признается занятие новых экологических ниш и адаптивных зон (Wright, 1982). Адаптивные типы, возникающие вследствие этого процесса, считаются единицами естественной классификации (Красилов, 1973). Однако адаптивные типы только тогда совпадают с высшими таксонами, когда характеризуются различными состояниями одного и того же комплекса признаков. Если рассматривать жизненные формы как пример адаптивных типов, то следует особенно отметить соответствие последних высшим систематическим категориям у грибов. В частности, во многих группах пиреномицетов разделение родов идет по строению плодовых тел, обусловленному характером их развития в тканях растений (Васильева, 1984, 1985а, б).

Изолированное рассмотрение эволюирующих таксонов привело к целому ряду общих "истин" относительно родов, которые приобрели абсолютное значение и стали тормозом для развития естественной классификации. Сюда относятся положения о том, что родовые признаки более стабильны, чем видовые (Darwin, 1872) и менее зависят от окружающих условий, или о том, что ранг таксонов зависит от количества вымерших форм между ними: чем больше "разрывы", тем выше ранг (Aschlock, 1979). Утверждения, что ранг таксонов зависит от времени их появления (Hennig, 1966) или скорости эволюции (Майр, 1971), справедливы в очень узких рамках.

Чтобы понять относительность всех этих положений, необходимо рассматривать эволюцию не одного таксона, а как минимум двух, чтобы иметь возможность постоянно сравнивать каждое происшедшее изменение с другими изменяющимися и неизменяющимися признаками. Если представить возможную дальнейшую эволюцию хотя бы двух упомянутых видов, отличающихся числом перегородок, то очевидно, что каждый вид может состоять из разного количества популяций, в которых под воздействием различных факторов изменяются любые признаки. Например, изменяются форма и цвет спор, характер орнаментации оболочки последних, появляются различные придатки или дополнительные перегородки, или щетинки на плодовых телах, или одиночные плодовые тела объединяются в стромы и т.д.

Если популяции, в которых происходят все эти процессы, приобретают статус вида, то два бывших вида становятся надвидовыми таксонами, например, родами, что можно определить только при дополнительном анализе родственных групп. При этом сохраняется бывшее отличие в числе перегородок. Таким образом, число перегородок становится родовым признаком, и никакой "разрыв" между таксонами при их повышении в ранге не увеличился, так как сохранились те же самые отличия. Само понятие "разрывы" между таксонами становится абстракцией.

Второе следствие из сравнительного анализа двух эволюирующих таксонов состоит в том, что при рассмотрении числа перегородок в качестве родового признака, его изменение в любой из популяций, происходящее одновременно с образованием видовых признаков, означает равноправие признаков любого ранга. Родовые признаки не более стабильны, чем видовые, и могут изменяться вследствие тех же

микроэволюционных процессов в популяциях. Другое дело, что признаки высших таксонов изменяются таким образом реже, и роды возникают, как правило, в ходе распада таксонов и повышения признаков в ранге. Видимо, чем пластичнее и примитивнее организмы, тем легче у них изменяются все признаки. По родовым признакам можно найти не меньше переходных форм, чем по видовым. Кроме того, родовые признаки не менее зависимы от окружающих условий и часто изменяются при завоевании новых адаптивных зон. Именно последний процесс часто ограничивают термином "макроэволюция".

Поскольку при одновременном изменении разных признаков у одной и той же предковой группы возникают как разновидности, так виды и роды (т.е. виды других родов), то ранг таксонов не зависит от времени их появления. Мы можем только констатировать корреляцию наибольшей древности и наибольшего ранга из-за преимущественного образования высших таксонов в процессе распада групп.

Точно так же необходимо осторожно подходить к утверждению, что ранг таксонов зависит от скорости эволюции. Разумеется, если мы рассматриваем таксон изолированно, то быстро и множественно распавшийся таксон мы можем рассматривать в ранге рода или семейства, однако при сравнении его с другими таксонами оказывается, что такого же ранга достигли и они, хотя, может быть, не распались на более мелкие единицы и остались монотипными, так как в силу вступает аксиома равноправности рангов таксонов, характеризуемых модусами одних и тех же признаков.

Таким образом, высшие таксоны, как и виды, могут возникать тремя способами: либо в результате распада более низкого таксона с повышением его отличительных признаков в ранге, либо при непосредственном изменении отличительных признаков соответствующего иерархического уровня, либо при изменении родственных групп, когда неизменяющийся таксон становится последовательно монотипными высшими категориями. Все "способы видообразования" (аллопатрический, симпатрический, парапатрический и т.п.) могут относиться к возникновению таксонов любого ранга и означают образование форм или групп, реальный статус которых можно оценить только при соотносительном анализе признаков.

## ЛИТЕРАТУРА

- ВАСИЛЬЕВА Лар.Н. Родовые критерии в семействе Diatrypaceae. I. Микол. и фитопатол., 1984, т. 18, в. 6, с. 444-450. ВАСИЛЬЕВА Лар.Н. Родовые критерии в семействе Diatrypaceae. II. - Микол. и фитопатол., 1985а, т. 19, в. 1, с. 3-8. ВАСИЛЬЕВА Лар.Н. Комбинативный принцип в систематике пиреномицетов. - Комаровские чтения. Владивосток, 1985б, с. 14-56. КРАСИЛОВ В.А. Адаптивные типы как единицы естественной классификации. - В кн.: Материалы эволюционного семинара. I. Владивосток, 1973, с. 50-60. МАЙР Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с. МЕДНИКОВ Б.М. О реальности высших систематических категорий позвоночных животных. - Ж. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 659-665. ASCHLOCK, P.D. An evolutionary systematist's view of classification. - Syst. Zool., 1979, v. 28, N 4, p. 441-450. BROTHERS, D.J. Nomenclature at the ordinal and higher levels. - Syst. Zool., 1983, v. 32, N 1, p. 34-42. DARWIN, C. The origin of species by means of natural selection. 6th ed. London, 1872. 458 p. DUBOIS, A. Quelques réflexions sur la notion de genre en zoologie. - Bull. Soc. Zool. France, 1981, v. 106, N 4, p. 503-513. GOLDSCHMIDT, R. Ecotype, ecospecies and macroevolution. - Experientia, Suppl., 1980, N 35, p. 140-153. GOULD, S.J. Is a new and general theory of evolution emerging? - Paleontology, 1980, v. 6, p. 119-130. HENNIG, W. Phylogenetic systematics. Urbana, 1966. 263 p. SCHAEFFER, C.W. The reality of the higher taxonomic categories. - Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch., 1976, v. 14, p. 1-10. STEBBINS, G.L., AYALA, F.J. Is a new evolutionary synthesis necessary? - Science, 1981, v. 213, N 4511, p. 967-971. WRIGHT, S. Character change, speciation and the higher taxa. - Evolution, 1982, v. 36, N 3, p. 427-443. ZOGG, H. Die Hysteriaceae s. str. und Lophiaceae. - Beitr. Krypt.-Fl. Schweiz, 1962, Bd. 11, N 3, S. 1-190.

ON THE PROBLEM OF NATURALNESS OF HIGHER TAXA

Genera and other higher taxa as well as species originate in three ways based on the same evolutionary processes.

The first way is prevailing and it consists in the splitting of parental species into two or several species. Respectively the rank of the parental species rises, and a new taxon retains the reality and naturalness of the former. The idea that the "gaps" between taxa will increase due to the elevation of rank is senseless: the delimitative characters remain the same.

The second way implies the direct change of the characters delimiting genera or other higher taxa in the course of adaptive radiation. Among Pyrenomycetous fungi there are many examples of species which are intermediate in generic characters; so the characters of any rank may be unstable and dependent upon the environment. The simultaneous change of characters of various ranks in the same ancestor group leads to the origin of respective higher taxa. The main principle of the phylogenetic school of systematics about the dependence of taxonomic rank upon the time of the origin of the taxa is rarely true.

The third way consists in no changes in the taxa whose rank rises. The latter occurs when the rapid evolution and elevation in rank of related groups take place. In such a way there appear monotypic taxa. Dependence of the rank upon the rate of evolution postulated by the evolutionary school of taxonomists is of very limited significance.

Resemblance in the origin of lower and higher taxa, transformation of the former into the latter in the course of evolution and elevation of ranks of taxa without any change in the limits and naturalness enables to apply the same method in delimitation of any groups. This method is based on the assumption that the states of the same characters define the taxonomic units of the same rank.

К ВОПРОСУ О ВИДЕ И ВНУТРИВИДОВЫХ ТАКСОНАХ  
У AGARICALES Clem. s. l.

В центре внимания каждого систематика, любая практическая операция которого зависит от взглядов на общие положения современной ему науки, находится вопрос о виде, который представляет собой не только основную таксономическую единицу, но и "... основную единицу жизни", "... один из важнейших уровней интеграции в органическом мире" (Майр, 1974).

В последние 65 лет начиная с работ Н.И. Вавилова вид рассматривается как сложная система, состоящая из связанных друг с другом частей, в которой целое и части взаимно проникают одно в другое (Вавилов, 1967, с. 60). Современное понимание вида как группового общебиологического явления, занимающего определенное место в экономике природы, обуславливает необходимость исследования видов на популяционном уровне с учетом эколого-биологических и географических особенностей. Мы понимаем вид как таксономическую категорию, принятую для обозначения группы скрещивающихся особей, объективно существующих в пространстве и времени, занимающих определенную экологическую нишу, географический ареал, характеризующихся наследственно обусловленным структурно-функциональным своеобразием и целостностью. Для агарикальных грибов мы полностью принимаем предложенные К.М. Завадским (1968) десять общих признаков вида, а именно: численность, тип организации, воспроизведение, дискретность, экологическую определенность, географическую определенность, многообразие форм, историчность, устойчивость, целостность.

Концепция вида и внутривидовых таксонов Agaricales s. l. обсуждалась с теоретической точки зрения в ряде работ (Васильков, 1958; Вассер, 1985; Hudson, 1970; Alessio, 1974; Kreisel, 1974; Singer, 1977; Kühner, 1977; Bas, 1977; Watling, 1977, и др.), которые, однако, редко используются в практической работе систематиков, и по основополагающим критериям которых (концепция вида, внутривидовых таксонов, их подчиненность), нет единства взглядов.



Agaricales s. l. представляет одну из самых больших групп "высших" Basidiomycetes, насчитывающую около четырех тысяч видов. Во флористико-систематических исследованиях Agaricales s. l. в настоящее время, как и в исследованиях других групп грибов, наблюдаются две диаметрально противоположные тенденции: вид рассматривается или очень узко, или очень широко. Иногда в качестве широких видов понимают сборные виды, включающие чужеродные друг другу элементы. С другой стороны, наблюдается гиперболизация обнаруженных отличий и описание новых таксонов без учета внутривидовой изменчивости.

По поводу укрупнения видов Р. Кюнер еще в 1935 г. предостерегал: "... двигаться по соблазнительному пути редукции видов или разновидностей следует с величайшей осторожностью; каждый раз, когда мы имели малейшее сомнение в идентичности многих форм, мы предпочитали дать им отдельные описания риску создания гибрида с непригодным для употребления диагнозом" (Kühner, 1935, p. 3). А в связи с тенденцией увеличения числа видов путем разукрупнения А. Конрад и П. Моблян писали: "... не следует забывать, что в книгах гораздо больше макромицетов, чем в природе" (Konrad, Maublanc, 1948, p. 7). "Хорошие" виды с ясно выраженными гнотусами одинаково понимаются всеми специалистами.

В агарикологии нет общепринятых концепций, в соответствии с которыми определяется ранг и объем внутривидовых таксонов. Концепция вида у большинства агарикологов основана на информации, недостаточной для теоретически обоснованной позиции. В связи с этим нам представляется уместным привести высказывание Р. Зингера (Singer, 1977) о том, что "... литература по систематике Agaricales является больше искусством, чем точной наукой".

Многие авторы подчеркивали необходимость точного определения и разграничения внутривидовых таксономических категорий. Одни считают, что при низком уровне наших знаний внутривидовое разнообразие у Agaricales s. l. может быть представлено единственной таксономической категорией - формой (forma), другие склоняются к тому, чтобы на уровне внутривидовых таксонов выделять подвид (subspecies), разновидность (varietas) и форму.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>Некоторые авторы (Трасс, 1968; Bas, 1977) считают, что на уровне внутривидовых таксонов следует выделять ранги, различающиеся фи-

Мы считаем необходимым акцентировать внимание на различных формах проявления изменчивости и ограничении применения в таксономии рамками только генотипической изменчивости. Ненаследственные формы, возникающие под влиянием необычных условий среды, еще в 1934 г. Э. Жильбер (Gilbert, 1934) удачно назвал "состоянием" (*état*), которое проявляется только пока действуют необычные условия его породившие. Такие формы как новые для науки описывать недопустимо. Следовательно, в нашем понимании таксономическая категория *форма* относится исключительно к проявлению генотипической изменчивости. Близкой к форме, но отличающейся количественно, является категория разновидности, широко используемая систематиками. Некоторые систематики грибов ратуют за использование и такой таксономической категории, как подвид, для обозначения географически викарирующих, морфологически различных, но связанных между собой рядом постепенных переходов популяций одного вида (Bas, 1977). Однако в их работах отсутствуют четкие границы между категориями "подвид" и "разновидность".

При написании "Определителей" грибов Agaricales s. l. считаем возможным предложить использовать концепцию вида и внутривидовых таксонов по компромиссному определению, выработанному на симпозиуме "Концепция вида у Hymenomycetes" - (The species concept ..., 1977) с незначительными дополнениями и изменениями. Вид у Agaricales s. l. - это совокупность особей (популяций), происходящих от подобных им родительских пар, со свойственным комплексом наследственных анатомо-морфологических признаков, биологических, географических свойств, отграничивающих их от особей других родственных видов. Разновидность - это совокупность особей (популяций), четко отличающихся некоторыми наследственно закрепившимися анатомо-морфологическими признаками. Форма - это совокупность особей (популяций), четко отличающихся некоторыми наследственно закрепленными морфологическими признаками.

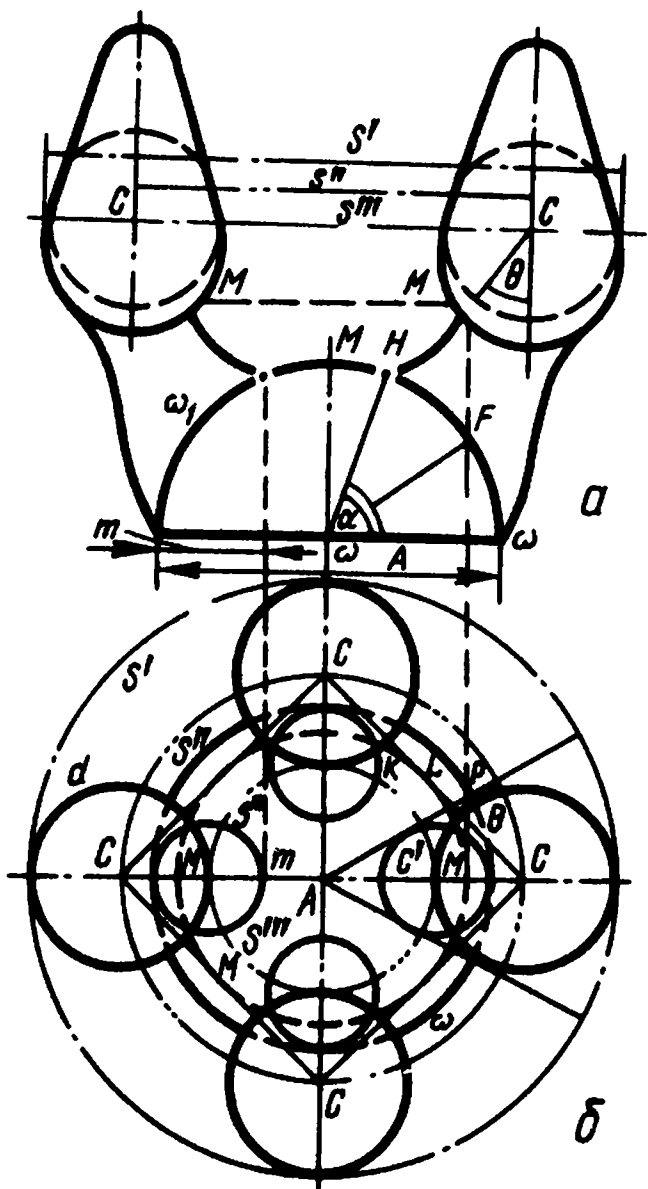
Виды Agaricales s. l. (как и таксоны подвидового ранга) характеризуются признаками, относящимися к разным ступеням эволюционно-

---

зиологически или химически; предложены даже специальные обозначения (*chemoforma*, *chemovarietas*, *microspecies physiologicae* и др.). Мы отрицательно относимся к попыткам интерпретации внутривидовых таксонов на биохимической либо физиологической основах (без учета уровня морфологической дифференциации).

го развития. В результате неравномерной эволюции наряду с прогрессивными признаками (отсутствие пряжек, гомоталлизм, наличие стерильных элементов гимения, правильная гименофоральная trama, слабо выраженный гиатус между видами и др.) у них сохранялись примитивные признаки организации (дизъюнктивный ареал, хорошо выраженный гиатус, сапротрофный образ жизни, отсутствие внутривидового варьирования, гетероталлизм, наличие пряжек, отсутствие или слабая дифференциация стерильных элементов гимения, отсутствие дерматоцистид, волосков, хорошо развитое покрывало, неправильная trama, округлая форма и гладкая оболочка спор, белый или бледный споровый порошок, расширенная к шляпке ножка, избегающие пластинки, гомеомерная мякоть шляпки). В связи с явлением гетеробатмии, значительным количеством признаков, характерных для Agaricales s. l., мы провели таксономическую оценку признаков, на их стабильность и эволюционную значимость (Вассер, 1985). Дискуссионное систематическое положение отдельных видовых и подвидовых таксонов Agaricales s. l. свидетельствует о необходимости поиска новых надежных объективных дополнительных критериев. Ниже осветим попытку использования при обработке критических таксонов геометрических особенностей базидий, макро- и микроскопических химических цветовых реакций карпофоров и микроструктур и культурально-морфологических особенностей в качестве дополнительных таксономических критериев.

Геометрические зависимости базидий. В основу анализа базидий на основе геометрических зависимостей положено модифицированное нами, предложенное Э.Дж.Х. Корнером (Corner, 1972), изучение торцевых и боковых положений базидий со спорами (Вассер, 1985; Wasser, Berger, 1983). Установлено, что взаимное расположение на базидии стеригм со спорами подчиняется схеме, изображенной на рисунке. Четыре споры при торцевом обзоре рассматриваются как углы квадрата. Можно предположить, что споры, очерк которых обозначен  $d$ , расположены по углам квадрата, окружены наружным кругом  $S'$ , центральным кругом  $S''$ , проходящим через центры спор, и внутренним кругом  $S'''$ . Кроме того, существует реальный круг базидии  $\omega$ , диаметр которого равен максимальной ее ширине. Для стеригм можно представить стеригматический круг  $M$ , проходящий через вершины стеригм, и круг стеригматического пятна  $m$ , являющегося проек-



Геометрия базидии: а - вид сбоку; б - торцевой вид.

цией основания стеригм,  $\delta$  - угол между осью AC и касательной AP к очерку споры,  $\theta$  - угол споры (угол CLM). В результате введенных коэффициентов и выведенных нами формул сформулированы свойства базидии: 1) отношение диаметров внешнего круга и очерка базидии равно отношению диаметров центрального и внешнего кругов; 2) отношение диаметров внешнего круга и очерка базидии равно отношению диаметров очерка споры и стеригматического пятна; 3) отношение диаметров центрального и внутреннего кругов равно отношению диаметров очерка споры и стеригматического пятна; 4) отношение диаметров центрального круга и очерка споры равно отношению диаметров внутреннего круга и стеригматического пятна; 5) отношение диаметров внешнего круга и очерка споры равно отношению диаметров очерка базидии и стеригматического пятна.

Предложенные нами расчеты позволяют определить ряд параметров базидии ( $M$ ,  $m$ ,  $\delta$ ,  $\theta$ ,  $\alpha$ ), которые очень трудно наблюдать и практически невозможно измерить.

Практическое использование предложенных методов, выведенных формул, установленных соотношений и их точности проверено на 17 критических таксонах агариковых грибов, относящихся к пяти родам (*Agaricus* L., *Cystoderma* Fay., *Macrolepiota* Sing., *Leucoagaricus* Locq., *Leucosporinus* Pat.). Показано, что близкие трудноразличимые морфологически таксоны, например *Agaricus meleagris* (Schaeff.) Imbach и *A. moelleri* S. Wasser, четко отличаются по параметрам  $S'$ ,  $S''$ ,  $S'''$ ; *A. xanthodermus* Gen. var. *xanthodermus* и var. *lepiotoides* R. Mre., имеющие перекрывающиеся размеры спор, различаются по параметрам  $S'$ ,  $S''$ ,  $\omega$ ,  $M$ ,  $\delta$ ,  $\theta$ ,  $\alpha$ .

Макро- и микроскопические химические цветные реакции. Многие реакции уже на данном этапе развития химического метода могут быть с успехом использованы в таксономии на видовом и надвидовом уровнях.

Макрохимическая реакция с серной кислотой, анилином имеет важное значение в роде *Agaricus* на видовом уровне. Например, у *A. romagnesii* S. Wasser мякоть серной кислотой окрашивается в красноватый цвет, анилином не окрашивается, а у близкого вида *A. bresadolianus* Bohus мякоть от серной кислоты не изменяется, а от анилина становится оливковой.

Макрохимическая реакция с раств. КОН важна в роде *Cystoderma* для таксономии на видовом уровне. Например, у *C. ambrosii* (Bres.) A. H. Smith et Sing. кутикулярные и субкутикулярные клетки шляпки не окрашиваются или изредка желтеют от едкого калия, у *C. carcharias* (Secr.) Fay. окрашиваются в оливково-желтый цвет, а у *C. granulorum* (Batsch : Fr.) Fay., *C. adnatifolium* (Pk.) Harmaja, *C. caucasicum* Sing., *C. fallax* A. H. Smith et Sing. окрашиваются в красноватый, красно-ржавый, ржаво-коричневый цвета.

Макрохимическая реакция с реактивом Шеффера важна для таксономии рода *Agaricus*. Для всех видов подрода *Agaricus*, его секций *Agaricus*, *Duploannulatae* S. Wasser, подсекций *Rufescentes* (J. Schaeff. et Moell.) S. Wasser, *Sanguinolentae* (J. Schaeff. et Moell.) S. Wasser, характерна отрицательная реакция. Для всех видов подрода *Flavoagaricus* S. Wasser, его секций *Majores* Fr., *Minores* Fr., подсекций *Flavescentes* (J. Schaeff. et Moell.) S. Wasser (кроме подсекции *Xanthodermatae* (Sing.) S. Wasser) характерна положительная реакция.

Макрохимическая реакция с  $\alpha$ -нафтолом - важный родовой признак. Пластинки видов родов *Agaricus* и *Gyrophragmium* Mont. окрашиваются в красный цвет, пластинки всех остальных *Agaricaceae* (Fr.) Cohn не окрашиваются.

Амилоидность спор и других микроструктур - важный таксономический признак в ранге подрода, секции, подсекции в родах *Cystoderma* и *Lepiota* (Pers. : Fr.) S. F. Gray s. str. Для видов подрода *Cystoderma* характерны амилоидные споры, для видов секции *Superba* Heinem. et Thoen - амилоидные лишь в супраапикулярной зоне, а для видов подрода *Granulosa* (Fr.) S. Wasser - неамилоидные

споры. Для видов секции *Amyloidea* Sing. рода *Lepiota* характерны амилоидные споры, для видов секции *Micaseae* J. Lge. - неамилоидные споры, а для остальных внутриродовых таксонов - псевдоамилоидные споры. Псевдоамилоидность спор - родовой признак у *Micropsalliota* Höhn., *Volvolepiota* Sing., *Pseudobaeospora* Sing., *Macrolepiota* Sing., *Clarkeinda* O. Kuntze.

Культурально-морфологические особенности. Нами было проведено изучение культурально-морфологических особенностей 12 видов родов *Agaricus*, *Macrolepiota* и *Leucosporinus* на средах неопределенного химического состава и на стандартизированных синтетических средах. Из исследованных такие виды, как *Agaricus maskae* Pil., *A. bernardii* Qué!., *A. cupreobrunneus* (J. Schaeff. et Steer) Pil., *Leucosporinus bresadolae* (Schulz.) S. Wasser, *Macrolepiota puelaris* (Fr.) Mos., представляли особый интерес, так как впервые были изучены нами в условиях культуры.

Изучение культурально-морфологических особенностей показало, что для таксономической характеристики агариковых грибов могут быть использованы такие стабильные при различных условиях культивирования признаки, как динамика роста, текстура колоний, окраска колоний и реверзума, наличие пряжек на мицелии, характер бесполого спороношения. Наиболее благоприятными для всех изученных агариковых грибов оказались суслоагаровые среды, а для ряда штаммов также и среда Молиша. Исследование динамики роста различных видов и штаммов одного и того же вида на различных питательных средах позволяет заключить, что этот показатель специфичен и является стабильной культуральной характеристикой. Характер роста колоний культур на разных питательных средах, в основном, постоянен и в меньшей степени зависит от их состава, чем динамика роста. Колонии разных штаммов одного и того же вида при выращивании их на одной и той же среде наряду с общими культуральными признаками имеют специфические черты. Отмечены отличия в текстуре, окраске колоний и реверзума одного и того же штамма при выращивании его на различных питательных средах. Вариабельность культуральных признаков, наблюдаемых у различных штаммов одного и того же вида, выращенных на одной среде, меньше, чем вариабельность этих же признаков у одного и того же штамма, выращенного на разных средах. Постоянный характер бесполого конидиального и вегетативного споро-

ношений<sup>2</sup>, вне зависимости от состава питательной среды, дает основание считать их признаками, несущими дополнительную таксономическую информацию.

#### ЛИТЕРАТУРА

ВАВИЛОВ Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л., 1967. ВАСИЛЬКОВ Б.П. О виде у шляпочных грибов. - В кн.: Проблемы вида в ботанике. Т. 1. М.; Л., 1958, с. 85-101. ВАССЕР С.П. Агариковые грибы СССР. Киев, 1985. ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. МАЙР Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. ТРАСС Х.Х. Химическая таксономия лишайников. - В кн.: Материалы III Закавказск. конф. по споров. раст. Тбилиси, 1968, с. 221-224. ALESSIO, L. Considerazioni sul concetto di "specie" in micologia e sui complessi problemi ad esso relativi. - Micol. Ital., 1974, v. 3, N 2, p. 38-48. BAS, C. Species concept in Amanita sect. Vaginatae. - In: The species concept in Hymenomycetes. Vaduz, 1977, p. 79-104. GILBERT, E.J. Methodes de mycologie descriptive. - Les livres du mycol., 4. Paris, 1934. HUDSON, H.J. Intraspecific categories in fungi. - Biol. J. Linn. Soc., 1970, v. 2, N 3, p. 211-219. KONRAD, P., MAUBLANC, A. Les Agaricales. Encycl. Mycol., 1. Paris, 1948. KREISEL, H. Die Gattungs- und Artkonzeption bei Grosspilzen. - In: Widerspiegelung der Binnenstruktur und Dynamik der Art in der Botanik. Berlin, 1974, S. 117-127. KÜHNER, R. Le genre Galera. Encycl. Mycol., 7. Paris, 1935. KÜHNER, R. La notion d'espèce chez les Champignons supérieurs. - In: The species concept in Hymenomycetes. Vaduz, 1977, p. 409-440. SINGER, R. The species concept in Agaricales and its adaptation to taxonomy. - In: The species concept in Hymenomycetes. Vaduz, 1977, p. 381-392. THE SPECIES concept in Hymenomycetes. / Ed. H. Clémenton. Vaduz, 1977. WASSER, S.P., BERGER, E.G. Geometrical dependencies of Agaricaceae (Fr.) Cohn basidia - as an additional taxonomic criterion. - Sydowia, 1983, v. 36, p. 293-307. WATLING, R. An analysis of the taxonomic characters used in defining the species of the Bolbitiaceae. - In: The species concept in Hymenomycetes. Vaduz, 1977, p. 11-54.

---

<sup>2</sup> Впервые артроконидии обнаружены у *Agaricus maskae* и *A. cupreobrunneus*, хламидоспоры у *Macrolepiota procera* (Scop. : Fr.) Sing. и склероции у *Leucocoprinus bresadolae* (Вассер, 1985).

PROBLEM OF SPECIES AND INTRASPECIFIC TAXA  
IN AGARICALES s. l.

The species concept and definitions of intraspecific taxa in Agaricales s. l. are accepted by the author as they were worded as compromise definitions at the Lausanne symposium in 1976 (The species concept ..., 1977). At present agaricologists (taxonomists and florists) use such notions as variety (*varietas*) and form (*forma*) in their practical work. Species in Agaricales s. l. is a set of individuals (population), originating from similar ancestors, which share a typical complex of hereditary anatomical and morphological characters, biological and geographical properties, and which distinguish them from individuals of other related species. Variety is a set of individuals (population) differing clearly in some hereditary consolidated anatomical and morphological characters. Form is a set of individuals (population) differing clearly in some hereditary consolidated morphological characters.

Disputable taxonomic position of several species and intraspecific taxa of Agaricales s. l. reveals the necessity of further search for reliable additional criteria. An attempt is made to use geometrical dependencies of basidia, macro- and microscopic chemical colour reactions of carpophores and microstructures, cultural and morphological peculiarities as additional taxonomic criteria.

The analysis of basidium on the basis of geometrical dependencies resulted in new possibilities in the taxonomy of higher Basidiomycetes. It consists in studies of the end- and sideviews of basidia with spores. Due to formulas derived by us and coefficients introduced we have revealed new properties of "ideal" basidium. A close interrelation is shown between size and shape of spores, sterigmata and basidia having the species and, possibly, the generic trend. The calculations suggested by us permit to determine a set of parameters ( $M$ ,  $m$ ,  $\delta$ ,  $\theta$ ,  $\alpha$ ) which are difficult to observe and impossible to measure. Derived formulas, estab-



lished ratios and their accuracy obtained for the "ideal" basidium and practical use of the methods suggested have been checked up for 17 critical taxons of Agaricaceae belonging to five genera (*Agaricus*, *Cystoderma*, *Macrolepiota*, *Leucoagaricus*, *Leucocoprinus*). Their efficacy as additional taxonomic criteria is shown at species and intraspecies levels.

The study of macro- and microscopic chemical colour reactions has shown that many of them may be used as reliable additional taxonomic criteria (e.g., the reaction with the Melzer reagent in species of *Cystoderma*, *Lepiota* s. str., *Macrolepiota*, *Clarkeinda*, *Pseudobaeospora*, *Micropsalliota*; with the Schaeffer reagent and with  $\alpha$ -naphthol in species of *Agaricus* and *Gyrophragmium*; with cresol blue in species of *Macrolepiota*, *Leucoagaricus*, *Leucocoprinus*, *Volvolepiota*, etc.). The criteria permit differentiation of generic, intrageneric and species taxa.

Comparative study of 12 species of Agaricaceae in pure culture on five nutrient media enabled us to establish their most important cultural characters. *Agaricus maskae*, *A. bernardii*, *A. bernardiiformis*, *A. cupreobrunneus*, *Leucocoprinus bresadolae* and *Macrolepiota puellaris* have been studied under culture conditions for the first time. The malt-agar media proved to be the most effective for all the Agaricaceae studied, and the Molish medium - for some strains. The growth dynamics on the definite nutrient medium is specific for each species and even of the strain. The character of the mycelium growth (colour, morphology of colonies, presence of vegetative or asexual spores) on different nutrient media is usually constant and may serve as additional taxonomic criteria. The study of mixed cultures has shown species independence in certain fungi of the genera studied (e.g., *Agaricus bernardii* and *A. bernardiiformis*; *A. campestris* and *A. cupreobrunneus*).

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ КОНЦЕПЦИИ  
ВИДА У МИКРОМИЦЕТОВ

В практике микотаксономии вопрос разграничения и установления видов нередко решается по простому формальному принципу: "роду или группе родственных растений соответствуют отдельные виды грибов". В основе такой практики лежит представление об узкой специализации, якобы свойственной всем без исключения фитотрофным микромицетам. Безоговорочная реализация этого принципа приводила и приводит к почти полному игнорированию признаков самих грибов, так как, несмотря на сходство и даже полную идентичность внешней и внутренней морфологии (структуры), их принимают за разные виды только лишь на основании встречаемости на различных растениях.

Цель настоящей статьи еще раз обратить внимание на неприемлемость такого подхода к таксономии микромицетов. При этом мы ограничимся рассмотрением преимущественно на примере грибов рода *Cytospora* двух аспектов таксономии микромицетов, касающихся значения растения-хозяина и структурно-морфологических признаков для разграничения видов грибов.

Деление грибов по трофическому принципу на сапротрофы, некротрофы и биотрофы (Thrower, 1966; Cooke, Whipps, 1980) отражает существование трех основных типов питания. Ю.Т. Дьяков (1984) констатирует две точки зрения относительно эволюции паразитизма. Одна из них – генеральное направление: сапротрофия–некротрофия–биотрофия. Другая допускает первичность и древность биотрофии. Более того, Я. Вандерпланк (1981) считает возможным независимое возникновение и развитие некротрофии и биотрофии. Оставляя в стороне вопросы эволюции паразитизма (Горленко, 1976; Cooke, Whipps, 1980; Дьяков, 1984 и др.), с точки зрения критериев вида в микологии важно подчеркнуть существенную разницу между этими двумя категориями, выражающуюся, помимо всего прочего, в различной специфичности некротрофов и биотрофов в отношении растений-хозяев.

Хорошо известны и экспериментально доказаны факты филогенетической специализации, выражающиеся в приуроченности (специфичнос-

ти) биотрофных паразитных грибов к определенному кругу родственных растений. Н.И. Вавилов (1967а, с. 423), констатируя "общую тенденцию перехода от всеядности и многоядности к специализации, от полифагии к монофагии", считал узкую специализацию паразитов основной закономерностью иммунитета растений к болезням. Факты филогенетической специализации, особенно таких облигатных паразитов, как ржавчинные, мучнисторосяные, переноспоровые и др., хорошо известны.

В отличие от биотрофов, у некротрофных паразитов широкий и гетерогенный спектр хозяев гораздо более обычное явление. Однако и среди них ряд видов, относящихся к различным таксонам сумчатых грибов и дейтеромицетам в природных условиях проявляет узкую специализацию, поражая определенный круг хозяев. Более того, в пределах многих широкоспециализированных видов фитопатогенных некротрофов установлены специализированные формы, отличающиеся друг от друга определенным набором растений-хозяев. Хорошо известны факты специфичности одних грибов, в том числе и некротрофов, по отношению к определенным тканям, органам и даже клеткам хозяев и отсутствия такой специфичности у других. Вообще специализация в той или иной мере свойственна и облигатным сапротрофным грибам, развивающимся на мертвой древесине, опавших листьях и всевозможных растительных остатках. Степень специализации - это одно из проявлений стратегии вида, заключающееся в способности укрепиться в определенной нише, выдерживать конкуренцию и обеспечить сохранение, размножение и расселение. Таким образом, существование различной специфичности по отношению к хозяевам можно считать правилом (Brian, 1976).

Особый интерес в смысле изучения вопросов специализации, роли и значения стрессовых факторов в формировании комплексов некротрофных микромицетов представляют данные, полученные нами в результате обследования деревьев и кустарников в нарушенных под влиянием огня лесных экосистемах, зарослях, а также искусственных насаждениях.

По имеющимся к настоящему времени данным (Работнов, 1983; Спур, Барнес, 1984 и др.), периодически повторяющиеся пожары оказывают существенное влияние на лесные и другие экосистемы, вызывая т.н. экзодинамические сукцессии, адаптивные изменения от-

дельных пород и т.д.

Эффект пожара, как экологического фактора, проявляется в массовом развитии на поврежденных огнем деревьях и кустарниках различных микромицетов (*Valsa*, *Cytospora*, *Valsella*, *Diplodia*, *Phomopsis* и др.), особенно представителей *Valsa* (*Cytospora*). На поврежденных огнем стволах и ветвях обнаруживаются, помимо специфичных, еще и такие виды, которые в нормальных условиях на них либо не встречаются, либо развиваются очень редко. К таким примерам относятся факты нахождения *C. leucostoma* на самых различных лиственных и хвойных растениях, в том числе и на *Ephedra procera*. Это единственный случай обнаружения грибов этого рода на представителях оболочкосеменных. Помимо тех многочисленных хозяев (представители 63 родов), которые приводятся для *C. leucostoma* в работе Гвритишвили (1982), этот гриб обнаружен нами еще на многих других растениях (*Cytisus caucasicus*, *Daphne* sp., *Gleditschia triacanthos* и др.). Следует отметить, что основные хозяева *C. leucostoma* относятся преимущественно к растениям семейств *Rosaceae* и *Salicaceae*. Можно еще привести примеры развития других видов рода *Cytospora*, в частности *C. leucosperma*, *C. sacculus*, *C. chrysosperma*, *C. schulzeri* и др., на непривычных растениях. Но и в других ситуациях наблюдаются все новые и новые факты заселения до сих пор не зарегистрированных хозяев. Укажем нахождение *C. pruinosa* и *C. sacculus* в Приморском крае на полукустарнике *Artemisia gmelinii*, ветви которого ежегодно отмерзают. Кроме того, обнаруженный в Приморском крае *C. sacculus* встречается очень часто на отмерзших ветвях *Physocarpus opulifolia* и многих других деревьев и кустарников, в том числе поврежденных огнем.

На пожарищах с особой силой проявляется "лицо" грибов, обладающих потенциальной способностью поражать поврежденную кору стволов и ветвей. Сразу после огня создаются те условия, которые именуются оптимумом вида. В результате того, что огонь вызывает повреждение коры и уничтожение конкурирующих грибов-сапротрофов и других микроорганизмов, происходит как бы "соревнование" за освободившиеся ниши. Ветви поражаются синхронно сразу несколькими представителями *Cytospora* и *Valsa*, которые могут находиться в латентном состоянии в глубоких слоях коры или попадать на них извне. Любопытно, что в таких случаях грибы рода *Cytospora* и

сходные с ними по пищевым потребностям микромицеты (*Diplodia*, *Phomopsis*, *Camarosporium*, *Microdiplodia* и др.) ведут себя как эксплоренты (выполняющие), которые имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато способны очень быстро захватывать освободившиеся территории (Раменский, 1938; цит. по: Работнов, 1983).

По принципу Г.Ф. Гаузе (1934), два сходных по экологии (пищевым потребностям) вида не могут существовать в одном и том же местообитании. Как мы видели выше, часть микроскопических грибов представляют исключение из правила конкурентного исключения, на что указал Дж.Х. Барнетт (Burnett, 1976). Что касается представителей *Cytospora*, то при синхронном поражении одних и тех же ветвей они всегда занимают "свои участки", резко отграниченные от участков, занимаемых соседними видами. Размер этих участков, по видимому, зависит от таких предпосылок, как количество первоначального инокулума, находящегося в растении или попадающего на него извне, и конкурентоспособности.

Объяснения подобных фактов биотической симпатрии приведены у В. Гранта (1980), который ссылаясь на Х.Х. Росса, пишет, что мелкие организмы, например цикадки, благодаря малым размерам, могут существовать в ограниченной нише, не истощая запасов пищи. Далее Грант (с. 200) приводит вывод, сделанный Россом, имеющий значение и для нашего объекта: "Число видов, которые могут занимать одну и ту же нишу, обратно пропорционально пищевым требованиям, а следовательно, абсолютным размерам организма".

Таким образом, наличие различных уровней специализации - от узкой до широкой со всевозможными переходами между ними - является правилом. Это означает, что имеются виды грибов (и их внутривидовые дискретные группировки) с узким и гомогенным спектром хозяев, а у других круг хозяев широк и (сравнительно) гетерогенен. Сравнительная широта и гетерогенность круга хозяев характерны для некротрофов, но и среди них имеются виды, в том числе в пределах одного и того же рода, с различной степенью специализации по хозяину. Важный с точки зрения таксономических критериев аспект специализации заключается еще и в том, что одни и те же растения часто являются хозяевами различных видов одного и того же рода. При этом встречаемость последних на каком-либо растении может быть синхронной или не совпадать во времени. Например, число родов рас-

тений-хозяев, на представителях которых встречаются два и больше видов рода *Cytospora*, превышает 90, что составляет больше половины всех известных родов хозяев рассматриваемых грибов (в пределах СССР). На видах ряда родов (*Alnus*, *Armeniaca*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Laurocerasus*, *Malus*, *Persica*, *Prunus*, *Pyrus*, *Ulmus*, *Thuja* и др.) грибы рода *Cytospora* представлены 5-8 видами.

Можно считать за правило, что любое растение, являющееся основным, побочным или случайным хозяином какого-либо более или менее плуриворного вида *Cytospora*, в определенных экологических ситуациях при отсутствии или слабой конкуренции со стороны других грибов может быть заселено любым другим представителем этого рода (Гвритишвили, 1982). К примеру можно указать *Valsa ceratosperma* и ее анаморфу *Cytospora sacculus*, достоверно известные из Дальнего Востока на *Quercus mongolica*. По нашим сборам (1984 - 1985 гг.) список их растений-хозяев насчитывает свыше 50 видов, относящихся к более чем 40 родам лиственных и хвойных пород.

Приведенные выше примеры различной специализации указывают на то обстоятельство, что без знания признаков видов, как фенотипически обособленных прерывистостей, не представляется возможным разобратся в разнообразии грибов и спектров их хозяев. Любой здравомыслящий исследователь, имеющий дело с определением, рано или поздно убеждается в том, что часто при идентификации материала по растениям-хозяевам попадает в цель наугад, без познания изучаемого объекта в той мере, которая необходима для анализа. Такой подход вызывает возражения у многих микологов (Butler, 1929; Stevens, 1941; Васильков, 1961; Subramanian, 1958; Simmons, 1966; Гвритишвили, 1982 и др.). Нет никакого основания делать какие-либо выводы о таксономическом ранге наблюдаемых и изучаемых выборок, пока не доказана их морфологическая (микроморфологическая) обособленность и специфичность по отношению к растениям-хозяевам.

Наличие у грибов различных типов и механизмов половой и вегетативной несовместимости, обеспечивающих индивидуальность и популяционную структуру, возможность участия в процессах изменчивости внеядерных элементов-плазмид, вирусов и вирусоподобных частиц (Todd, Rayner, 1980; Захаров, Мироненко, 1983; Левитин, 1983 и др.), различные направления и темпы морфогенеза, плеоморфизм и полиморфизм обуславливают существование у них, подобно растениям и

животным, видов различных типов и категорий, в том числе монотипных и политипных. Плеоморфизм вызывает необходимость онтогенетического подхода, а широкое распространение полиморфизма неизбежно приводит к признанию сложной структуры вида (Вавилов, 1967б).

Тенденция к специализации по хозяину влечет за собой образование изолированных популяций, которые в результате репродуктивной изоляции могут обособиться в дискретные образования типа морфологически слегка отличимых видов-двойников, которые существуют и у грибов (Райтвийр, 1983).

То обстоятельство, что в ряде случаев фенотипы не соответствуют генотипам, а также известные систематикам трудности различного характера не должны вызывать скептицизм, так как сравнительное изучение структурно-морфологических признаков с применением классических и современных методов исследований позволяет достаточно точно устанавливать видовую принадлежность исследуемых объектов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- БАВИЛОВ Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Избр. произв., т. 2. Л., 1967а, с. 363-434. БАВИЛОВ Н.И. Линеевский вид как система. Избр. произв., т. 1. Л., 1967б, с. 62-87. ВАНДЕРПЛАНК Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М., 1981. ВАСИЛЬКОВ Б.П. Как не следует описывать новые виды грибов. - Бюлл. Моск. об. исп. прир., Отд. биол., 1961, т. 66, в. 3, с. 93-100. ГВРИТИШВИЛИ М.Н. Грибы рода *Cytospora* Fr. в СССР. Тбилиси, 1982. ГОРЛЕНКО М.В. Эволюция паразитизма фитопатогенных грибов. - Микол. и фитопатол., 1976, т. 10, в. 1, с. 5-10. ГАУЗЕ Г.Ф. Экспериментальное исследование борьбы за существование. - Зоол. ж., 1934, т. 13, с. 1-17. ГРАНТ В. Эволюция организмов. М., 1980. ДЬЯКОВ Ю.Т. Эволюция паразитизма у грибов. - В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л., 1984, с. 37-52. ЗАХАРОВ И.А., МИРОНЕНКО Н.В. Гетерокариоз и проблемы структуры популяций грибов. - Микол. и фитопатол., 1983, т. 5, с. 414-424. ЛЕВИТИН М.М. Генетические механизмы изменчивости фитопатогенных грибов. - В кн.: Изменчивость фитопатогенных микроорганизмов. М., 1983, с. 31-38. РАБОТНОВ Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М., 1983. РАЙТВИЙР А.Г. Виды-двойники у грибов. - В кн.: Мат. VI Закавказ. конф. по спор. раст. Тбилиси, 1983, с. 97-98. СПУР С.Г., БАРНЕС Б.В. Лесная экология. М., 1984. BRIAN, P.W. The phenomenon of specificity in plant disease. - In: Specificity in plant diseases, New York, London, 1976, p. 15-26. BURNETT, J.H. Fundamentals of mycology. 2nd ed. London, 1976. BUTLER, E.J. The delimitation of species of fungi on physiological grounds. - In: Proc. Int. Congr. Pl. Sci. (1926), 1929, v. 2, p. 1590-1597. COOKE, R.C., WHIPPS, J.M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants. - Biol. Rev., 1980, v. 55,

p. 341-362. SIMMONS, E.G. The theoretical bases for classification of the Fungi imperfecti. - Quart. Rev. Biol., 1966, v. 41, p. 113-123. SNYDER, C.W., TOUSSON, T.A. Current status of taxonomy in *Fusarium* species and their perfect stages. - Phytopathology, 1965, v. 55, p. 833-837. STEVENS, N.E. Host relation in species of *Diplodia* and similar genera. - Mycologia, 1941, v. 33 p. 67-73. SUBRAMANIAN, C.V. Taxonomy of fungi. - Mem. Ind. Bot. Soc., 1958, v. 1, p. 43-51. THROWER, L.B. Terminology for plant parasites. - Phytopathol. Z., 1966, Bd. 56, H. 3, S. 258-259. TODD, N.K., RAYNER, D.M. Fungal individualism. - Sci. Progr. Oxford, 1980, v. 66, p. 331-354.



THEORETICAL AND PRACTICAL ASPECTS OF SPECIES  
CONCEPT IN MICROMYCETES

The data for this paper have been collected in the course of a study of *Cytospora* species inhabiting on fire injured trees and shrubs of plantations. The *Cytospora* species and other necrotrophic Micromycetes colonize such habitats in abundance. The degree of host plant specialization is different in different biotrophic and necrotrophic Micromycetes, and even in different species of one genus. On the other hand, one host plant species may be inhabited by different species of one genus of fungi. Consequently, host specificity may not be used as the main criterion for species delimitation in this group of fungi; what is needed primarily is the morphological (incl. micromorphological) difference from other taxa. Reproductive isolation is hardly verifiable in these fungi. The only way for the identification of species is a complex study of morphological data using classical as well as modern methods of data processing.

ЗНАЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ СПОР ПРИ РАЗГРАНИЧЕНИИ ВИДОВ  
ГОЛОВНЕВЫХ ГРИБОВ

Основными критериями при классификации внутрипорядковых таксонов головневых грибов (*Ustilaginales*) считались специализация к растению-хозяину и морфологическое строение сорусов, клубочков и спор. На всем протяжении истории изучения данной группы исследователи предпочитали тот или другой критерий или искали между ними соотношения. Последнее нашло яркое воплощение в концепции Фишера-Шоу. На современном этапе изучения головневых грибов эта концепция нам кажется наиболее верной. Однако она требует своего дальнейшего развития, связанного с накоплением экспериментальных и полевых материалов по специализации и морфологии таксонов. В последнем случае большое значение для разграничения, например, видов приобретают данные по морфологии экзоспория.

Основным морфологическим признаком деления *Ustilaginales* на роды является строение соруса. Когда споры в сорусе соединены в клубочки, то здесь основное значение придается не столько морфологии отдельных спор, как у видов со свободными спорами, сколько их числу и характеру спаянности, так как эти факторы влияют не только на форму спор, но и на структуру их экзоспория. Например, у видов рода *Thecaphora* шиповатые споры в местах соединения спор имеют гладкую поверхность, поэтому и естественно, что эта группа стоит обособленно.

При изучении морфологии видов со свободным расположением спор основную роль играют размер, форма и, особенно, орнаментация спор. К сожалению, структура экзоспория головневых грибов пока изучена недостаточно. В литературе нет общепринятой терминологии для описания орнаментации оболочки спор. Поэтому нам кажется важным уточнение выделенных разными авторами типов структур экзоспория, а также разбор их основных элементов.

Дж. Зунделем (Zundel, 1953) в диагнозах используется 19 названий типов структур экзоспория; многие из них повторяют друг друга,

обозначая одни и те же структуры (например, *гранулированная, пунктированная, бородавчатая*), что создает определенные трудности при определении видов и их описании. Это положение держалось в систематике головневых грибов долгое время, вплоть до того времени, пока не появились более совершенные микроскопы - такие, как сканирующий электронный микроскоп (СЭМ).

Первые работы, авторы которых использовали для изучения СЭМ, носили описательный характер (Ohta, 1966; Kukkonen, 1969; Zogg, Schwinn, 1971). Попытки обобщить с помощью СЭМ-а накопленный материал и выделить некоторые типы структур были сделаны Ч. Замбеттакисом (Zambettakis, 1971) и М. Какисима (Kakishima, 1980, 1982).

Замбеттакис (1971), предложив 23 типа орнаментации спор, еще более усложнил работу по систематизации головневых грибов, так как из-за обилия выделенных типов исключалась возможность использования конкретных характеристик в диагнозах.

Наиболее успешная работа была проделана Какисима. Он выделил 11 типов: гладкий, мелкобородавчатый, бородавчатый, мелкошиповатый, шиповатый, сосочковидный, сетчатый - низкий, сетчатый - узкий, сетчатый - широкий, ямчатый, споры со стерильными клетками. Бесспорным достоинством этой работы является то, что он, выделяя типы экзоспория, указывает размеры основных элементов, составляющих определенные структуры. Но и эта классификация типов экзоспория является не совсем совершенной. Так, вероятно, не следует выделять отдельно мелкобородавчатый и мелкошиповатый типы, так как если есть мелкобородавчатый с высотой бородавочек, равной 0,2 мкм и бородавчатый с бородавочками средних размеров 0,2 - 0,4 мкм, то почему не указывается крупнобородавчатый тип (0,5 - 0,9 мкм) - ведь видов с такими размерами бородавочек только у одного рода *Anthracoidea* б. Возможно, следует выделять только один тип - бородавчатый, указав, что он может быть мелкобородавчатым, среднебородавчатым, крупнобородавчатым (в зависимости от размеров бородавочек). То же самое касается шиповатого и сетчатого типов. Действительно, объединение трех типов сетчатых спор - низко-, узко- и широкосетчатого в один и последующее разделение по размерам ячеек позволит более успешно использовать данный тип в ключах для того, чтобы хорошо проследить субординацию видов. Кроме того, в схеме Какисима отсутствуют такие известные типы, как складчатый и

бугорчатый, а сетчатый тип представлен только просто сетчатой, хотя существует целая серия видов со сложной сетчатой структурой: сетчато-складчатый, сетчато-бородавчатый, сетчато-гребенчатый. Все это может быть объяснено тем, что автор выделял типы структур экзоспория лишь на основании 114 видов, собранных в Японии, что явно недостаточно для полной классификации типов структур.

Материалом для настоящей работы послужили коллекции головневых грибов СССР, а также типовые образцы из многих стран, хранящиеся в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова АН СССР (LE), а также гербарий Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA). Тщательный и подробный анализ этого материала с помощью светового микроскопа и СЭМ (ISM-V3) позволил нам выделить 8 типов орнаментации оболочки спор (табл.).

*Типы структур экзоспория головневых грибов  
со свободными спорами*

| №<br>п/п         | Тип структуры<br>экзоспория | Основной элемент<br>структуры экзоспория | Род головневых грибов                                                                 |
|------------------|-----------------------------|------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Гладкий       |                             | -                                        | Anthracoidea, Cintractia, Entyloma, Melanopsichium, Melanotaenium, Tilletia, Ustilago |
| 2. Бородавчатый  |                             | Бородавочка                              | Anthracoidea, Cintractia, Entyloma, Entorrhiza, Farysia, Sphacelotheca, Ustilago      |
| 3. Шиповатый     |                             | Шип                                      | Anthracoidea, Melanopsichium, Ustilago                                                |
| 4. Сетчатый      |                             | Ячейка                                   | Liroa, Tilletia, Ustilago                                                             |
| 5. Ямчатый       |                             | -                                        | Neovossia, Cintractia                                                                 |
| 6. Складчатый    |                             | -                                        | Ustilago                                                                              |
| 7. Сосочковидный |                             | Сосочек                                  | Tilletia                                                                              |
| 8. Бугорчатый    |                             | Бугорок                                  | Entorrhiza                                                                            |

Самый простой тип строения экзоспория - гладкий; он зарегистрирован более чем у половины рассмотренных родов. Достаточно сложными являются остальные типы, причем часть из них встречается редко, например, складчатый - у *Ustilago piperi* Clint., бугорчатый - у видов рода *Entorrhiza*, сосочковидный - у *Tilletia barclayana* (Bref.) Sacc., ямчатый - у видов рода *Neovossia*. Наибольшее же количество видов головневых грибов со сложной структурой экзоспория характеризуется бородавчатым, шиповатым и сетчатым типами экзоспория - именно они и являются наиболее разнообразными по своему строению.

Бородавчатый тип экзоспория обычно делится на мелкобородавчатый с высотой бородавочек 0,1 - 0,3 мкм (*Sphacelotheca hydropiperis* (Schum.) d By.), среднебородавчатый с высотой бородавочек 0,3 - 0,6 мкм (*Anthracoidea limosa* (Syd.) Kukk.), крупнобородавчатый с высотой бородавочек 0,6 - 0,9 мкм (*Anthracoidea aspera* (Liro) Kukk.).

У шиповатого экзоспория шипы различаются не только по размерам (мелкошиповатый - 0,2 - 0,5 мкм у *Ustilago filiformis* (Schrank) Rostr., среднешиповатый - 0,5 - 0,8 мкм у *Ustilago serpens* (P. Karst.) Lindeberg, крупношиповатый - 0,8 - 1,5 мкм у *Ustilago echinata* Schröt.), но и по форме (в виде конуса - у *Ustilago calamagrostidis* (Fckl.) Clint., в виде пирамиды - у *Ustilago serpens*).

Интересен по своему строению сетчатый тип экзоспория. Его можно разделить на простой и сложный. При простом типе сетчатые структуры различаются по диаметру и высоте ячеек и наличию или отсутствию бородавочек внутри них. По диаметру ячейки бывают узкие - 1 - 1,5 мкм (*Ustilago nepalensis* Liro), средние по ширине - 1,5 - 2,5 мкм (*Tilletia olida* (Riess) Schröt.), широкие - 2,5 - 5 мкм (*Tilletia caries* (DC.) Tul.), а по высоте ребер - низкие - 0,5 - 1 мкм (*Tilletia sterilis* Ule), средних размеров - 1 - 1,5 мкм (*Ustilago anomala* Kunze), высокие - 1,5 - 3 мкм (*Tilletia cerebri-na* Ell. et Ev.). Сложный тип сетчатой структуры бывает: сетчато-бородавчатый с мелкими, неравными по величине и форме ячейками, ребра которых образованы слившимися рядами или группами бородавочек (*Ustilago bosniaca* Beckm.), сетчато-складчатый с мелкими, неравными по величине ячейками и ребрами, утолщенными настолько, что напоминают складки (*Ustilago warmingii* Rostr.), сетчато-гре-

бенчатый с ребрами ячеек, измененными настолько, что напоминают гребни (*Ustilago scrobiculata* Liro).

В качестве примечания к упомянутым структурам необходимо отметить, что представляют собой элементы структуры экзоспория: ячейка, бородавочка, шип, бугорок, сосочек. Если ячейка достаточно хорошо отличается от всех структур, то различия последних необходимо установить более четко, так как в литературе происходит путаница в применении данных понятий в диагнозах грибов. Например, Зундель (лит. цит.) называет иногда шип гранулой (*Ustilago davisii* Liro, *U. filiformis* (Schrank) Rostr.), бородавочку сосочком (*Ustilago rhynchosporae* Sauter), а Савулеску (Săvulescu, 1957) именует шип бородавочкой (*Ustilago tritici* (Pers.) Rostr., *U. brizae* (Ule) Liro, *U. salvei* Berk.). Данные образования являются выростами на поверхности споры. Они отличаются формой и характером его вершины. Бородавочка и бугорок имеют форму почти цилиндрическую с закругленной вершиной. Бугорок отличается от бородавочки тем, что диаметр основания у бугорка больше его высоты, а у бородавочки меньше или равен. Шип имеет коническую форму с острой вершиной, а сосочек - коническую с закругленной вершиной.

В заключение следует отметить, что необходимо дальнейшее накопление материалов по морфологии спор, особенно строению экзоспория. Это позволит не только улучшить существующие диагнозы видов и таблицы для их определения, но и поможет разобраться в ряде запутанных вопросов по таксономии головневых грибов, способствуя тем самым развитию классификации этой группы.

#### ЛИТЕРАТУРА

KAKISHIMA, M. Smut spores of the Ustilaginales classified by surface structure. - Trans. Mycol. Soc. Japan, 1980, v. 21, p. 423-433. KAKISHIMA, M. A taxonomic study on the Ustilaginales in Japan. Ibaraki, 1982. KUKKONEN, I. The spore surface in Anthracoidea, section Echinosporeae (Ustilaginales). - Ann. Bot. Fenn., 1969, v. 6, p. 269-283. OHTA, R. Electron microscopical observations on the spore wall of some species of Ustilago. - Trans. Mycol. Soc. Japan, 1966, v. 7, p. 259-263. SĂVULESCU, T. Ustilaginalele din Republica Populară Română. v. 1, 2. București, 1957. ZAMBETTAKIS, Ch. Recherches sur les Ustilaginales d'Afrique. Paris, 1971. ZOGG, H., SCHWINN, F.L. Surface structures of spores of the Ustilaginales. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1971, v. 57, p. 403-410. ZUNDEL, G. The Ustilaginales of the World. - Contrib. Dept. Bot. Pennsylv. St. Coll., 1953, v. 76, p. 1-410.

THE IMPORTANCE OF SPORE MORPHOLOGY IN SPECIES  
DELIMITATION IN USTILAGINALES

The structure of sori is the main morphological character used for the division of the order Ustilaginales into genera. When studying the morphology of the species characterized by the development of free spores in sorus, the following features are essential: size, form and, especially, ornamentation of spores. Unfortunately, the structure of exosporium has still been little studied in smut fungi. There is no general terminology available in literature for the description of ornamentation of the spore wall. That is why we consider it important to refine the structure types of exosporium proposed by several authors, and to examine the main elements of the exosporium.

'Collection of the Ustilaginales from the USSR and type specimens from many countries kept at the V.L. Komarov Botanical Institute (LE) as well as Herbarium of the Institute of Biology and Pedology of the Far East Scientific Centre (VLA) served as the material for the present paper. An analysis of this material by means of the light and scanning electron microscope allowed to establish the following 8 types of ornamentation of the spore wall: smooth, verrucose, echinate, reticulate, lacunose, striate, papillate and tuberculate.

The smooth type is the most simple and it was observed in more than a half of the genera studied. The greatest number of smut species with a complex structure of exosporium is characterized by verrucose, echinate and reticulate types of spore surface, and these fungi are the most diverse in their structure.

The mesh, wart, spine, tubercle and papilla are the basic elements of exosporium structure. A mesh is rather well distinguished from all structures; however, the other elements have been confused in descriptions published in literature and great care is needed to describe them more distinctly.

## К СИСТЕМАТИКЕ ПОРЯДКА ERYSIPTHALES

Порядок *Erysipthales* включает одно семейство - *Erysipthaceae*. Плодовые тела грибов этого порядка (клеистотеции) замкнутые (без выводного отверстия), с параллельным расположением сумок внутри них. Освобождение спор происходит после разрушения (растрескивания) клеистотеция. Семейство *Erysipthaceae* состоит из ряда родов. Одни из них имеют региональное распространение, другие космополиты. В настоящем сообщении речь будет идти о родах мучнисторосяных грибов, распространенных в СССР, не касаясь родов, специфичных для других регионов.

Обычно виды семейства *Erysipthaceae* имеют две стадии развития - половую или совершенную (телеоморфа) и бесполоую - конидиальную или мицелиальную или несовершенную (анаморфа). Однако, во многих случаях у ряда видов половая стадия выпадает и развитие гриба происходит только в бесполой стадии. Поэтому, при определении некоторых грибов этого семейства надо считаться с фактом отсутствия клеистотециев. В связи с этим, в последнее время созданы или создаются определители *Erysipthaceae* по конидиальной стадии (см., например, работу Boesewinkel, 1977).

Родовые различия мучнисторосяных грибов, распространенных в СССР, достаточно четки. Они дифференцируются по числу сумок в клеистотеции и строению придатков на плодовых телах. Одну сумку в клеистотеции имеют роды *Sphaerotheca* Lév. и *Podosphaera* Kunze, много сумок у *Erysiphe* Hedw., *Artrocladiella* Wassilk., *Microsphaera* Lév., *Uncinula* Lév., *Leveillula* Arn., *Medusosphaera* Golov. et Gamal., *Phyllactinia* Lév. Количество сумок в клеистотеции позволяет сразу же разделить мучнисторосяные грибы на две группы. С этого и должен начинаться их определитель. Укажем, что о первичности одно- или многосумчатости существуют противоположные точки зрения. Ряд авторов считает, что односумчатость возникла вследствие редукции многосумчатости. Другие полагают, что первичными были мучнисторосяные с одной сумкой, а затем после развития (появления) аскогенных гиф появились многосумчатые формы. Дискуссия же



по этому вопросу выходит за рамки настоящего сообщения.

Из числа указанных выше родов *Erysiphaceae* лишь два можно принять без оговорки - роды *Sphaerotheca* и *Podosphaera*. Дискуссии об их статусе или нет или она минимальна. Выделяют лишь две секции рода *Podosphaera* по месту расположения придатков. Род *Sphaerotheca* имеет клейстотеции с одной сумкой и с простыми придатками, часто переплетающимися с мицелием. У рода *Podosphaera* клейстотеции с одной сумкой, однако придатки у них жесткие, разветвленные на концах, расположены или на вершине клейстотеция или сбоку его.

Вероятно, нет разногласий в трактовке рода *Leveillula*, его морфологии. Клейстотеции у грибов этого рода шаровидные, слегка приплюснутые сверху, придатки простые, часто переплетаются с мицелием. Дискуссионен лишь вопрос о происхождении этого рода. Мне кажется, что род *Leveillula* с его эндофитным первичным мицелием связан с родом *Erysiphe*. Эндофитный первичный мицелий связан с распространением этого рода в районах с жарким сухим климатом и служит защитой от высыхания.

Возражения вызывает трактовка У. Брауном (Braun, 1981) рода *Microsphaera*. К таковому он относит все виды семейства *Erysiphaceae*, у которых на конце нескольких придатков (далеко не у всех, а иногда лишь у единичных) имеется слабое дихотомическое ветвление (см. рисунок 2 в его статье). К тому же, сами придатки у этих видов мягкие, мицелиоподобные. Нам кажется, что к роду *Microsphaera* следует относить виды, у которых имеются жесткие, прямостоячие придатки с более или менее регулярными разветвлениями их концов (в виде оленьих рогов). В работе Брауна я бы к роду *Microsphaera* отнес лишь виды, начиная с 5 номера рисунка 1 (р. 683).

Следует обсудить статус и возможность восстановления рода *Trichocladia* (De Bary) Neger. Этот род - промежуточный между родами *Erysiphe* и *Microsphaera*. Некоторые его виды с мягкими извилистыми придатками стоят ближе к роду *Erysiphe*. Другие - с извилистыми, но расположенными на верхней части клейстотециев, сильно разветвленными на концах придатками, ближе к роду *Microsphaera*. Думаю, что их можно было бы выделить в отдельную секцию рода *Microsphaera*, как это сделал Браун в более ранних своих работах. Во всяком случае, необходимо как-то оговорить их различие и сходство с родами *Erysiphe* и *Microsphaera*.

Несколько замечаний о роде *Sawadaea* Miyabe. Последний выделен из рода *Uncinula* на основании того, что у него придатки на концах загнуты не одним крючком, а имеют крючкообразные двойные (дихотомические) разветвления. Паразитируют виды этого рода только на видах рода *Acer*. Мне кажется, не следует выделять отдельно род *Sawadaea*, основываясь на частичном характере ветвления придатков. Может быть, следовало бы выделить его в отдельную секцию. Укажем, что у мучнисторосяных грибов, паразитирующих на ряде видов рода *Acer* не все, а лишь часть придатков имеет дихотомическое ветвление (примерно одна треть).

Специфичны для СССР и признаются зарубежными микологами роды *Artrocladiella* и *Medusosphaera*. Первый из них описан П.Н. Головиным (1956) под названием *Artrocladia*, а затем Б.П. Васильковым (1963), в связи с правилами номенклатуры, назван *Artrocladiella* с одним видом *A. mougeotii* (Lév.) Wassilk. на видах рода *Lycium*.

Род *Medusosphaera* описан Головиным и Н.А. Гамалицкой на розах в Таджикистане и, по-видимому, имеет ограниченный ареал.

Совсем по другому принципу выделен род *Blumeria* Golovin ex Spreer. Основанием для его выделения послужило расширение оснований цепочек конидий. Мне кажется, выделение рода *Blumeria* из рода *Erysiphe* на этом основании вряд ли обосновано. Некоторым оправданием создания рода *Blumeria* могло бы быть паразитирование *E. graminis* DC. на злаках — единственном семействе однодольных, на которых известны мучнисторосяные грибы. Строение клейстотециев и придатки *E. graminis* укладываются в род *Erysiphe*.

Вероятно, в "Определитель грибов СССР" следует включить следующие роды сем. *Erysiphaceae*: односумчатые: *Sphaerotheca*, *Podosphaera*; многосумчатые: *Erysiphe*, *Leveillula*, *Microsphaera*, *Artrocladiella*, *Trichocladia* (может быть, на правах секции рода *Microsphaera*), *Medusosphaera*, *Uncinula* (с подсекцией *Sawadaea*), *Phyllactinia*.

Проблема вида у грибов сем. *Erysiphaceae* рассматривалась в недавней статье С.А. Симонян и В.И. Ульянищева (1983). У грибов этого семейства существуют две концепции структуры вида. А.А. Ячевский (1927), Головин (1940), а за ними и многие другие признают у *Erysiphaceae* крупные виды, с разделением их на специализированные формы, приуроченные к разным видам растений. С. Блюмер, Л. Юнелл,

Симонян, Ульянищев и другие полагают возможным более узкое дробление на виды, с приуроченностью их или к семействам, или к родам растений. Специализированные формы выделяются лишь в результате эксперимента, а не только по принципу нахождения гриба на новых, до того неизвестных видах растений. Юнелл провела ревизию видов, паразитирующих на большом числе растений - *Erysiphe communis* (Wallr.) Fr. и *Sphaerotheca fuliginea* Pall., применив при этом биометрию. Ею показано, что эти виды состоят из ряда морфологически различных видов. Ревизия, проведенная Юнелл, признана многими микологами. Виды Юнелл близки к видовому статусу мучнисторосяных грибов в книге Блюмера (1967). Вероятно, в характеристике видов надо учитывать особенности конидиальной стадии.

В 1977 г. нами предложено три категории видов в семействе *Erysiphaceae*. К видам с широким набором питающих растений из разных родов и семейств, в состав которых входят специализированные формы и географические изоляты, относится, например, *Erysiphe cichoracearum* (DC.) Mérat. Вероятно, это все же сборный вид, условно разделенный нами на формы, приуроченные к паразитированию на многих видах какого-либо одного семейства (Горленко, 1983): 1. Самая богатая набором растений-хозяев форма, приуроченная к сложноцветным. Возможно, внутри этой формы имеются специализированные биотипы; однако, их наличие следует доказывать экспериментально. 2. Довольно редкая форма, паразитирующая на растениях сем. *Campanulaceae*. В Московской области мы находили ее лишь на *Campanula bononiensis*. У М.П. Васягиной и др. (1961) она указывается на видах *Codonopsis* в Казахстане, Узбекистане и Киргизии, а у Ячевского (1927) на *Campanula glomerata* в ряде мест РСФСР. 3. Форма на разных видах тыквенных растений (f. *cucurbitacearum*). 4. Форма на синюховых, особенно сильно на видах флоксов (f. *polemonacearum*). 5. Форма на *Sedum alatum* и других близких видах (f. *crassulacearum*). Самостоятельность этих форм подлежит доказательству и выделены они априорно. Вероятно, есть и другие формы, приуроченные к растениям из других семейств.

К сборным видам рода *Microsphaera* относится *M. penicillata* (Wallr.: Fr.) Lév. Блюмер (Blumer, 1967) выделяет группу (*Formenkreis*) *M. penicillata*, к которой относится ряд видов с короткими, чаще жесткими придатками. За одним из них, паразитирующем на видах

*Alnus*, сохраняется название *M. penicillata*. К группе *M. penicillata* относится описанный Г.С. Невадовским *M. hyrrophilla* на дубе и, по-видимому, *M. ornata* U. Braun, паразитирующая на березах в ряде районов СССР и отличающаяся от *M. betulae* (DC.) Magn. более длинными придатками (Гелюта, 1983).

Дискуссионен видовой критерий в роде *Leveillula*. До недавнего времени считалось, что этот род состоит из одного вида - *L. taurica* Arn. , внутри которого имеются специализированные формы, приуроченные к отдельным видам растений (Ячевский, 1927; Васягина и др., 1961). В 1956 г. Головин на основании формы первичных конидий разделил род *Leveillula* на 6 секций. Кроме того, большинство специализированных форм *L. taurica* он возводит в ранг вида (9 видов). Позднее Браун (1980), изучая форму конидий и особенности их прорастания, в роде *Leveillula* оставляет лишь 3 вида - *L. verbasci* (Jacz.) Golov. на видах рода *Verbascum*, *L. cylindrospora* U. Braun на сем. *Chenopodiaceae* и *L. taurica* на всех остальных растениях. Основываясь на собственных исследованиях конидий и особенностей их прорастания у грибов из рода *Leveillula*, собранных в Армении, Симонян (1985) считает правомочным выделить четыре вида этого рода: *L. saxaulica* (Sorokin) Golovin, *L. cylindrospora*, *L. verbasci*, *L. taurica* Arn. emend. Braun. К ним Браун (1980) добавляет еще два вида - *L. geraniacearum* Eliod и *L. clavata* Nour. Первый имеет более короткие сумки, второй отличается формой конидий. Браун публикует определитель 7 видов рода *Leveillula*, составленный на основе особенностей их конидий и форме сумок. Его, вероятно, можно принять за основу при написании "Определителя грибов СССР".

Указанные выше соображения о структуре родов и видов в семействе *Erysiphaceae*, вероятно, могут быть использованы при составлении определителя мучнисторосяных грибов. Конечно, сказанное далеко не является постулатом, а лишь материалом для дискуссии.

#### ЛИТЕРАТУРА

ВАСИЛЬКОВ Б.П. Об изменении названия гриба *Artrocladiella*. - Бот. мат. Отд. спор. раст., 1967, т. 16, с. 112-113. ВАСЯГИНА М.П. и др. Флора споровых растений Казахстана, т. 3. Мучнисторосяные грибы. 1961. ГЕЛЮТА В.П. К систематике и распространению в СССР гриба *Microsphaera ornata* U. Braun (*Erysiphaceae*). - Микол.

и фитопатол., 1985, т. 19, в. 2, с. 119-124. ГОЛОВИН П.Н. Монографический обзор рода *Leveillula*. - Тр. БИН АН СССР, 1956, с. II, в. 10, с. 196-308. ГОЛОВИН П.Н. Материалы к монографии мучнисторосяных грибов в СССР. - Тр. БИН АН, 1956, сер. II, в. 10, с. 309-366. ГОЛОВИН П.Н. Мучнисторосяные грибы, паразитирующие на культурных и диких полезных растениях. М., 1960. ГОЛОВИН П.Н., ГАМАЛИЦКАЯ Н.Н. Новый род из семейства Erysiphaceae. - Бот. мат. Отд. спор. раст., 1962, т. 15, с. 91-93. ГОРЛЕНКО М.В. Мучнисторосяные грибы Московской области. М., 1983. СИМОНЯН С.А. Микофлора ботанических садов и дендропарков Армянской ССР. Ереван, 1981. СИМОНЯН С.А. О конидиальной стадии рода *Leveillula* и ее систематическом значении. - Биол. журн. Армении, 1985, т. 38, № 2, с. 119-129. СИМОНЯН С.А., УЛЬЯНИЩЕВ В.И. Некоторые аспекты систематики мучнисторосяных грибов. - Микол. и фитопатол., 1983, т. 17, в. 2, с. 151-157. ЯЧЕВСКИЙ А.А. Карманный определитель грибов, т. 2. Мучнисторосяные грибы. 1927. BLUMER, S. Echte Mehltaupilze (Erysiphaceae). 1967. BOESEWINKEL, H.J. Identification of Erysiphaceae by conidial characteristic. - Rev. Mycol., 1977, v. 41, p. 493-507. BRAUN, U. The genus *Leveillula* - a preliminary study. - Nova Hedwigia, 1980, v. 32, p. 565-583. BRAUN, U. Taxonomic studies in the genus *Erysiphe*. - Nova Hedwigia, 1981, v. 34, p. 679-719. JUNELL, L. Erysiphaceae of Sweden. Upsala, 1967.

M.V. GORLENKO

#### ON THE TAXONOMY OF THE ORDER ERYSHIPHALES

In the USSR different genera of plants are inhabited by members of monoascous genera *Sphaerotheca* and *Podoshpaera* and polyascous genera *Erysiphe*, *Arthrocladia*, *Microsphaera*, *Uncinula*, *Medusosphaera*, *Leveillula* and *Phyllactinia*. It is considered that there is no reason to separate the genus *Sawadaea* from the genus *Uncinula*. The genus *Trichocladia* must possess the intermediate position between the genera *Erysiphe* and *Microsphaera*. U. Braun's broad concept of the genus *Microsphaera* is rejected. This genus must include only species with erect appendages branched at the end. Species which have appendages mixed with mycelium and only few appendages showing dichotomous branching are to be transferred to the genus *Erysiphe*. The separation of *E. graminis* from the genus *Erysiphe* because of the inflated base of conidial chain is not considered reasonable. The author agrees with the system of the genus *Leveillula* elaborated by U. Braun and S. Simonian.

ПРОБЛЕМА ВИДА И ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КРИТЕРИЕВ АНАМОРФ  
"ВЫСШИХ" ГРИБОВ

Со времен П.А.Саккардо (Saccardo, 1880, 1884) дейтеромицеты (несовершенные грибы) рассматривали как искусственную группу, объединяющую гаплоидные бесполое стадии грибов. Разделение на таксоны различного уровня в пределах группы дейтеромицетов длительное время было основано только на общности тех или иных морфологических признаков, что нашло отражение в ряде классификационных систем, в частности в системе, предложенной в 7 издании Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi (Hawksworth, Sutton, Ainsworth, 1983), где дейтеромицеты рассматриваются в качестве подотдела Deuteromycotina. На основании такого морфологического признака, как открытое или закрытое расположение конидиальных спороношений выделено два класса: Hyphomycetes (бесполое спороношение - конидиеносцы с конидиями разной степени агрегированности расположены прямо на мицелии без образования различного типа конидиом) и Coelomycetes (бесполое спороношение формируются на или в конидиомах, которые у представителей порядка Sphaeropsidales представляют собой полости, отграниченные тканями гриба или гриба и организма-хозяина).

С появлением новых онтогенетических подходов к изучению бесполой спороношений у несовершенных грибов (Hughes, 1953; Tubaki, 1958, 1963; Subramanian, 1962a, b и др.) в основу классификационных схем этой группы грибов был положен характер конидиогенеза, представленный несколькими универсальными для гифомицетов и целомицетов типами (Мельник, 1985). Так, на второй Кананаскинской конференции (1977) по голоморфам грибов Э.С.Латтрелл (Luttrell, 1979) обнародовал онтогенетическую классификационную схему дейтеромицетов, которые он рассматривал в ранге класса (Deuteromycetes). Им предложено выделять два подкласса Ascodeuteromycetidae и Basidiodeuteromycetidae. К первому подклассу отнесены грибы, имеющие перегородки с простыми порами, оболочки клеток с внутренним электронно-прозрачным и внешним непрозрачным слоями, а также не

имеющие пряжек, ко второму - грибы, имеющие перегородки с дольниками, оболочки клеток ламеллярного строения и мицелий с пряжками (иногда пряжки отсутствуют). Будучи специалистом по сумчатым грибам, Латтрелл детализировал дальнейшее подразделение на таксоны только для подкласса *Ascodeuteromycetidae*. Он распределил относящиеся сюда дейтеромицеты в рамках пяти порядков: *Geotrichales* (конидиальное спороношение типа артроспор), *Helminthosporiales* (конидиальное спороношение типа пороспор), *Moniliales* (конидиальное спороношение типа бластоспор), *Bactridiales* (конидиальное спороношение типа алеуриоспор) и *Melanconiales*, в котором грибы, имеющие конидиальные спороношения типа аннелоспор, сгруппированы в подпорядке *Melanconiineae*, а грибы, имеющие конидиальные спороношения типа фиалоспор, - в подпорядке *Tuberculariineae*. Первые два порядка представлены одним семейством каждый, а в остальных трех порядках на основании особенностей конидиогенеза или строения конидиомы выделено от двух до четырех семейств в каждом.

В 1980 г. В.К.Саттон в своей монографии по целомицетам (Sutton, 1980) дал обобщающую (накопленные к этому времени данные по конидиогенезу) систему дейтеромицетов, которые он рассматривает в ранге подотдела *Deuteromycotina*. Спецификой его системы является попытка увязать онтогенетические признаки, касающиеся особенностей конидиогенеза, с некоторыми морфологическими признаками, в частности со структурой конидиом, и дать на их основе деление дейтеромицетов на таксоны соответствующего уровня. Такой онтогенетический признак, как способ возникновения конидий - бластический или таллический - положен Саттоном в основу выделения классов *Blastodeuteromycetes* и *Thallodeuteromycetes*. Следующий онтогенетический признак - способ формирования оболочек конидий (голобластический, энтеробластический, голоталлический и энтероталлический) - использован как дискриминантный для выделения подклассов *Holoblastomycetidae* и *Enteroblastomycetidae* в классе *Blastodeuteromycetes*, *Holothallomycetidae* и *Enterothallomycetidae* в классе *Thallodeuteromycetes*. Порядки в пределах указанных четырех подклассов также выделяются на основе онтогенетического признака, а именно типа конидиогенеза. С учетом особенностей морфогенеза конидий в подклассе *Holoblastomycetidae* дейте-

ромицеты объединены в порядок Blastales, в подклассе Enteroblastomycetidae - в порядки Phialidales и Tretales, в подклассе Hothallomycetidae - в порядок Thallales и в подклассе Enterothallomycetidae - в порядок Enterothallales. Для выделения подпорядков и групп в пределах порядков Саттоном использованы морфологические признаки - тип строения конидиальных спороношений, так называемых конидиом. В настоящее время у дейтеромицетов выделено четыре типа конидиом - пикниды, пикнотирии, отдельные свободно развивающиеся конидиеносцы и конидиеносцы, развивающиеся на стромах, к которым относятся ложа, спородохии, синнематы и др. Исходя из рассмотренных типов конидиом в каждом из трех порядков Thallales, Blastales и Phialidales выделено по четыре подпорядка. В порядке Thallales это подпорядки Thallohyphineae, Thallorycnidiineae, Thallorycnothyriineae и Thallostromatineae; в Blastales - Blastohyphineae, Blastorycnidiineae, Blastorycnothyriineae и Blastostromatineae, в Phialidales - Phialohyphineae, Phialorycnidiineae, Phialorycnothyriineae и Phialostromatineae. В порядках Enterothallales и Tretales выделено по одному подпорядку, соответственно Enterothallineae и Tretohyphineae.

Мы детально остановились на обзоре классификационных схем дейтеромицетов Латтрелла и Саттона в связи с тем, что оба исследователя попытались учесть связь несовершенных грибов с их телеоморфами, принадлежащими преимущественно к сумчатым грибам.

Латтрелл, выделяя семейства в порядках Moniliales, Bactridiales и Melanconiales, пытался учесть при этом систематическое положение телеоморф у тех видов дейтеромицетов, в цикле развития которых известны эти стадии аскомицетов.

Саттон дал анализ генетических связей между анаморфами из числа целомицетов и телеоморфами из числа сумчатых грибов, в частности он показал, что телеоморфы целомицетов, например, из подпорядка Blastostromatineae относятся к порядкам Hypocreales, Sphaeriales, Phacidiales, Helotiales, Pleosporales, Dothideales, а Phialostromatineae - к порядкам Hypocreales, Sphaeriales, Phacidiales, Helotiales, Pleosporales, Dothideales, а также Pezizales и Myriangiales. В диагнозах, приведенных в его монографии, отражены данные о телеоморфах целомицетов в том случае, если связь между ними была доказана с помощью одного из трех постулатов



Т.Р.Нэг Раджа (Nag Raj, 1979). Согласно Нэг Раджу, принадлежность анаморфы и телеоморфы к одной голоморфе может быть установлена исходя из следующих вариантов ассоциированного их развития *in vivo* или *in vitro*: 1) совместное развитие анаморфы и телеоморфы на одном и том же субстрате многократно наблюдается в различных отдаленных друг от друга регионах земного шара; 2) развитие анаморфы и телеоморфы зарегистрировано на одном и том же мицелии; 3) преобразование анаморфы в телеоморфу или наоборот отмечено при выращивании одной из стадий гриба на питательной среде в чистой культуре.

Однако попытки авторов классификаций дейтеромицетов учесть при построении систем этой группы грибов связи анаморф с телеоморфами, что впервые было предпринято еще в 1958 г. (Tubaki, 1958), нельзя назвать успешными в силу ряда объективных и субъективных причин. На второй Кананаскисской конференции (1977 г.) было обращено внимание на тот факт, что достоверные связи анаморф с их телеоморфами установлены у крайне незначительного числа дейтеромицетов. Это одна из субъективных причин, по которой ценность указанного признака как таксономического критерия для выделения семейств, родов и видов, а также для создания классификационных схем дейтеромицетов существенно снижена.

К числу объективных причин, не позволяющих рассматривать наличие генетической связи анаморф с телеоморфами как универсальный признак, относится широко распространенное у многих дейтеромицетов явление полной утраты способности к образованию телеоморф. Предельно ограниченные палеомикологические сведения не позволяют с определенностью утверждать, что в прошлом все дейтеромицеты имели в своем цикле развития телеоморфы, т. е. что связь анаморф с сумчатыми или базидиальными стадиями была облигатной. Возможно, что среди дейтеромицетов исходно значительный процент составляли такие организмы, половой процесс у которых отсутствует и весь жизненный цикл которых представлен только анаморфой. Известно, что анаморфы являются многоядерными динамичными системами, у которых отсутствие полового процесса компенсируется наличием гетерокариоза и парасексуального цикла. Интеграция обеспечивается у несовершенных грибов именно этими механизмами перераспределения наследственного материала. Дейтеромицеты относятся к

наиболее лабильным и полиморфным грибным организмам. Значительный полиморфизм способствует их распространению на разнообразных субстратах, в различных условиях обитания. Распад гетерокарионов с автономными ядрами обеспечивает многовариантность разновидностей, форм, штаммов, с помощью которых дейтеромицеты распространяются и захватывают новые ареалы и экологические ниши. Характерное для многих дейтеромицетов морфологическое упрощение не привело к биологическому их регрессу; наоборот, эти организмы получили в борьбе за существование преимущества общего характера, которые позволяют им не ограничиваться какими-либо строго определенными субстратами и местообитаниями. К таким преимуществам общего характера принадлежит наличие у них мощного ферментного аппарата и явление деспециализации, присущее многим сапротрофным дейтеромицетам.

Есть все основания считать, что дейтеромицеты, не имеющие в своем цикле развития телеоморфы, тем не менее не являются тупиковой ветвью эволюции. Одним из доказательств этого является тот факт, что многим полиморфным дейтеромицетам, в жизненном цикле которых присутствуют только анаморфы, присущи три признака биологически прогрессивной эволюции, определенные А.Н.Северцовым (1939, 1967) как: 1) постоянно возрастающее число особей; 2) увеличение сферы обитания (ареала); 3) распад на подчиненные группы.

Рассматривая дейтеромицеты, представленные только анаморфами, как прогрессивную ветвь эволюции грибных организмов, мы тем самым отвергаем взгляд на дейтеромицеты как на искусственную формальную группу и принимаем точку зрения, в соответствии с которой дейтеромицеты являются реально существующей систематической группой, для которой характерно свое направление развития (Мельник, Успенская, 1978; Сидорова, Тарасов, 1980; Гарибова, Сидорова, 1981; Успенская, 1984 и др.).

Такой подход к трактовке дейтеромицетов выдвигает проблему вида у этих грибов, причем в связи с созданием "Определителя грибов СССР", включающего несколько выпусков, посвященных дейтеромицетам, данная проблема приобретает важное практическое значение. В данном случае вид дейтеромицетов следует рассматривать не только как "один из важнейших уровней интеграции в органическом мире" (Майр, 1968, с. 24), но и как базисную таксономическую единицу, лежащую

в основе структуры пособия для идентификации этих организмов, каким является "Определитель грибов СССР". Однако, хотя вопрос о сущности вида всегда был в центре интересов микологов-систематиков, для некоторых групп грибных организмов однозначного ответа на этот вопрос нет до настоящего времени. В первую очередь это относится к организмам, характеризующимся изначальным отсутствием или утратой полового процесса, к которым принадлежат и многочисленные представители дейтеромицетов.

В настоящее время широко распространенной является биологическая концепция вида, в соответствии с которой "виды представляют собой группы скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп" (Майр, 1971, с. 40). Переоценка значимости таких критериев вида, как скрещиваемость и репродуктивная изоляция, приводит к непризнанию этой таксономической категории у агамных и апогамных организмов. Однако известны и многочисленные возражения против абсолютизации репродуктивной изоляции видов (Дарвин, 1952; Полянский, 1956; Завадский, 1968; Паламарь-Мордвинцев, 1982 и др.), что позволяет принять постулат реальности видов у организмов, не имеющих полового воспроизведения. Такой подход к проблеме вида у анаморф, не имеющих в своем цикле развития телеоморфных стадий, обуславливает необходимость понимания вида у дейтеромицетов как таксономической категории, объединяющей группу особей, объективно существующих в природе как популяции и соответствующие стадии развития (в случае наличия телеоморф), приуроченной к определенной экологической нише, имеющей конкретный географический ареал и характеризующейся закрепленной наследственно структурно-функциональной устойчивостью и в то же время гнатурсами, возникающими благодаря естественному отбору и являющимися границами между данным конкретным видом и близкими к нему. Подход к пониманию вида у дейтеромицетов как к групповому популяционному явлению обуславливается тем фактом, что в отличие от всех остальных эукариот, отдельная особь которых может быть достаточно четко вычленена из серии других, ей подобных, у грибов, включая дейтеромицеты, понятия особь, индивид не имеют адекватного отражения в естественных условиях. Для грибов с их мицелиальным типом роста и многоядерными клетками характерно возникновение анастомозов между гифами разных мицелиев,

что ведет к слиянию подчас различных по генотипу и происхождению индивидов. В то же время имеющиеся у грибов системы вегетативной несовместимости лимитируют слияние некоторых мицелиев и позволяют рассматривать каждый из таких мицелиев как отдельную особь (Захаров, 1984).

Признавая продиктованную особой спецификой грибов среди эукариот необходимость трактовки вида у них как совокупности популяций, мы тем самым признаем необходимость введения в "Определитель грибов СССР" видовых диагнозов, характеризующих не отдельный экземпляр, а популяцию. Это подразумевает отражение в видовых описаниях пределов изменчивости основных видовых признаков анаморф дейтеромицетов на природном материале, а также на чистых культурах из различных локальных популяций.

Э.Майр писал, что "таксономическим признаком может быть любая особенность, по которой член данной популяции может отличаться от членов других популяций организмов" (Майр, 1971, с. 168). Однако, как показывает опыт практической работы с дейтеромицетами, далеко не все таксономические критерии являются равноценными и могут быть использованы в качестве диагностических признаков для определения таксонов разного уровня, в первую очередь видов. Так, в систематике дейтеромицетов в качестве видовых критериев длительное время как равноценные использовались биологические и морфологические признаки. Целесообразность применения морфологических признаков для описания и идентификации видов (и таксонов более высокого ранга) у дейтеромицетов не вызывает сомнения. Как показал приведенный выше краткий обзор некоторых классификационных схем грибов этой группы, их систематика традиционно базируется на особенностях морфологии, в первую очередь на строении органов бесполого размножения. Специфические признаки в строении конидиального аппарата дейтеромицетов являются фундаментом для выделения новых видов у сапротрофных дейтеромицетов из разных экологических групп (почвенных, водных, обитающих на различных материалах антропогенного происхождения и др.). В то же время у дейтеромицетов, паразитирующих или развивающихся сапротрофно на растениях и животных, в качестве равнозначного морфологическому, при описании новых видов зачастую применялся, а в ряде случаев и до сих пор применяется, биологический критерий, основанный на приуроченности гри-

ба к новому, ранее неизвестному для видов конкретного рода растению (животному)-хозяину. Часто описание нового вида дейтеромицетов проводится только на основании их специализации по отношению к питающему организму, без учета нередко перекрывающихся с другими видами рода морфологических характеристик, к тому же, в подавляющем большинстве случаев степень специализации не проверяется экспериментально. Такой некорректный подход к использованию в качестве равноценных таксономических критериев биологических (специализация) и морфологических признаков был подвергнут критике (Мельник, Успенская, 1973) как неправомерный, ошибочно закладывающий в основу систематики дейтеромицетов экологический принцип. Мы остановили внимание на этом аспекте проблемы в связи с тем, что считаем целесообразным при составлении "Определителя грибов СССР" в пределах конкретных родов дейтеромицетов провести критический пересмотр близких по морфологии видов, отличающихся между собой только по питающим растениям.

Стремление специалистов в области систематики дейтеромицетов использовать в качестве таксономических критериев не только морфологические, но и другие, в том числе биологические, биохимические, эколого-физиологические признаки, т. е. осуществить комплексный подход к разграничению видов и родов данной группы, вполне оправдано. Только такой подход обеспечит объективное выявление пределов фенотипической изменчивости и генотипической устойчивости признаков, установление наиболее весомых из них по степени постоянства, нахождение гнатов между таксонами. К сожалению, у большинства видов дейтеромицетов особенности их биологии, биохимии, физиологии исследованы недостаточно полно для широкого их использования в таксономии, а тем более в работе по составлению пособия для идентификации.

В связи с этим считаем необходимым остановиться на перспективах более полного применения в "Определителе грибов СССР" морфологических признаков дейтеромицетов в их широком понимании. Таксономическая ценность морфологических признаков дейтеромицетов в том объеме, как они использовались в классических формальных системах несовершенных грибов Саккардо и его последователей (форма, размеры, окраска конидий, количество перегородок в них и некоторые другие), была весьма ограниченной из-за недостаточного морфо-

логического пула. Внедрение в лабораторную микологическую практику электронных, в том числе сканирующих, микроскопов дает возможность пополнить известные сведения по морфологии дейтеромицетов данными по ультраструктуре клетки грибов, по тонкому строению поверхности их спор (Голубева, 1984). Однако учитывая, что электронно-микроскопические ультраструктурные исследования грибов, в том числе дейтеромицетов, начаты сравнительно недавно, приходится признать, что ближайшие десятилетия будут периодом накопления и осмысления данных в этом направлении. Имеющиеся разрозненные сведения по ультраструктуре отдельных видов дейтеромицетов вряд ли могут претендовать на использование их в определителях в качестве диагностических признаков, к которым предъявляются требования простоты и доступности, четкости и альтернативности.

Значительно более перспективными для использования в качестве таксономического критерия у дейтеромицетов являются онтогенетические признаки, отражающие определенные этапы морфогенеза (конидиогенеза), конечным продуктом которого является полностью сформировавшаяся морфологическая структура – конидия. Включение ряда онтогенетических признаков значительно расширяет круг морфологических признаков дейтеромицетов и дает возможность выбрать из их числа действительно имеющие наибольшую таксономическую ценность. За более чем тридцатилетний период исследований морфогенеза дейтеромицетов накоплено значительное количество онтогенетических признаков. Как это было показано на примере систем Латтрелла и Саттона, некоторые из них (например, способы возникновения конидий) используются в качестве дискриминантных таксономических критериев на уровне класса, другие (способ возникновения оболочки конидий) – на уровне подкласса и т. д. вплоть до подпорядков, на уровне которых Саттон вводит истинно морфологический признак – тип строения конидиом. Ратуя за расширение числа морфологических признаков за счет дополнения их онтогенетическими признаками дейтеромицетов, нельзя не согласиться с В.А. Мельником (1985), считающим, что создание классификационной системы, основанной на сочетании онтогенетических (доминирующих) и морфологических особенностей, не только для всего подотдела *Deuteromycotina*, но и для одного класса *Coelomycetes* – дело чрезвычайно сложное. Но несмотря на очевидные трудности, вызванные в

первую очередь нестабильностью и даже спорностью многих понятий онтогенеза, используемых в систематике дейтеромицетов, попытки применить сочетание онтогенетических и морфологических признаков в качестве таксономических критериев продолжаются. В 1980 г. одновременно с системой Саттона предложили классификационную схему для грибов класса *Hyphomycetes* Дж.У. Кармайкл с соавторами (Carmichael et al., 1980). Хотя, как и система Саттона, схема этих авторов основана на сочетании онтогенетических и морфологических признаков, однако ее отличие состоит в том, что главным дискриминантным таксономическим критерием является морфология конидий, в соответствии с которой выделено 8 споровых групп гифомицетов. Онтогенетические признаки (характер расположения конидий на конидиогенной клетке, на основании которого в пределах каждой споровой группы выделяется пять подгрупп, и тип конидиогенной клетки, или оси) являются в схеме Кармайкла с соавторами дополнительными таксономическими критериями. Подробный критический анализ этой схемы приведен в нашей книге по водным дейтеромицетам СССР (Дудка, 1985), где она использована для классификации родов и видов водных гифомицетов в конспекте грибов этой группы, включающем 179 видов, 2 разновидности и 4 формы из 70 родов, и показана возможность применения ее и для большего числа видов и родов гифальных дейтеромицетов. Приобретенный опыт практического использования этой схемы, основанной на сочетании морфологических и онтогенетических признаков, свидетельствует о том, что ее можно рекомендовать и для классифицирования родов и видов в выпуске "Определителя грибов СССР", посвященном гифомицетам. Основным недостатком данной схемы является некоторое ее несоответствие "Международному кодексу ботанической номенклатуры", который устанавливает определенную последовательность и названия таксономических категорий. В Международном кодексе нет такой категории, как группа, являющейся основной в классификационной схеме Кармайкла с соавторами.

Как альтернативу указанной классификационной схемы предлагаем рассмотреть систему класса *Hyphomycetes*, принятую К.В. Субраманьяном в его монографии по таксономии и биологии гифомицетов (Subramanian, 1983). Система основана на том же принципе сочетания онтогенетических (способ формирования конидий, использованный для

выделения порядков) и морфологических (наличие или отсутствие пружек на мицелии, расположение конидий на конидиеносцах и др., использованные для выделения семейств) признаков, а названия таксономических категорий (порядки, семейства) соответствуют Международному кодексу. Класс гифомицетов у Субраманьяна включает те же пять порядков, что и в системе Латтрелла: *Moniliales*, *Helminthosporiales*, *Bactridiales*, *Tuberculariales* и *Geotrichales*. Порядки *Helminthosporiales* и *Geotrichales* содержат по одному семейству каждый, остальные три порядка - от четырех до девяти семейств, которые лишь частично совпадают семействами в пределах этих порядков в системе Латтрелла. Интересной специфической чертой системы Субраманьяна является наличие нескольких параллельных семейств (без пружек и с пружками на мицелии) в составе порядков *Moniliales* и *Bactridiales*. Общее число семейств в пяти порядках системы гифомицетов Субраманьяна составляет двадцать, а с параллельными семействами, представители которых имеют пружки на мицелии, двадцать семь.

Таким образом, уже в настоящее время расширение круга таксономических критериев за счет привлечения к решению вопросов систематики дейтеромицетов помимо морфологических также и онтогенетических признаков привело к созданию комплексных систем, наиболее совершенные из которых могут быть использованы в соответствующих выпусках "Определителя грибов СССР".

Между тем, онтогенетические признаки дейтеромицетов, перспективные для таксономии этой группы, далеко еще не исчерпаны. Э. Дескальз (Descals, 1985) считает возможным помимо чисто морфологического критерия (сочетаемого с кариологическим, цитологическим и структурным) использовать онтогенетический критерий, отличающийся от структурного тем, что он относится лишь к структурам на определенной стадии их формирования. Он предлагает учитывать следующие онтогенетические признаки, которые присущи более сложным типам конидиогенеза, включающим разветвление и интегрированные структуры: 1) рост элемента или органа, который может быть прерван; 2) удлинение, ветвление или трансформация структуры или различные комбинации этих процессов; 3) деление клеток (образование перегородок) или лизис клеток, влияющий на поперечные перегородки, внешние оболочки клеточных стенок (например, растворение



долипоровой перегородки или расщепление внешней оболочки) или на протоплазму (автолиз содержимого клетки); 4) расщепление или раскалывание структуры, которое определенным образом является специализацией литических процессов; 5) процессы созревания, влияющие или на оболочку, или на протоплазму. Комбинации рассмотренных онтогенетических признаков могут объяснить наблюдаемые у ряда видов дейтеромицетов образцы интегрированного морфогенеза.

Естественно, что указанные онтогенетические признаки, установленные у незначительного числа дейтеромицетов, пока еще не могут быть использованы в силу их слабой изученности ни в таксономии, ни при создании определителей. Однако, важен тот факт, что уже сегодня намечено направление поисков, которое приведет к увеличению известных у дейтеромицетов онтогенетических признаков и позволит выбрать из них имеющие наибольшую таксономическую ценность.

#### ЛИТЕРАТУРА

- ГАРИБОВА Л.В., СИДОРОВА И.И. Происхождение и филогения грибов. - В кн.: Филогения низших растений. М., 1981, с. 15-19.
- ГОЛУБЕВА О.Г. Электронная микроскопия в микологических исследованиях. - В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л., 1984, с. 46-52.
- ДАРВИН Ч. Происхождение видов. М., 1952.
- ДУДКА И.А. Водные несовершенные грибы СССР. Киев, 1985.
- ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. Л., 1968.
- ЗАХАРОВ И.А. Генетические механизмы эволюции грибов. - В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л., 1984, с. 18-37.
- МАЙР Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
- МАЙР Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.
- МЕЛЬНИК В.А. Конидиогенез и проблемы таксономии целомитов. - Микол. и фитопатол., 1985, т. 19, в. 2, с. 172-179.
- МЕЛЬНИК В.А., УСПЕНСКАЯ Г.Д. О некоторых таксономических критериях у несовершенных грибов. - В кн.: Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюзн. бот. о-ва. Киев, 1973, с. 341-342.
- МЕЛЬНИК В.А., УСПЕНСКАЯ Г.Д. Проблемы таксономии сферопсидальных грибов. - В кн.: Тез. докл. VI делегат. съезда Всесоюзн. бот. о-ва. Л., 1978, с. 379-380.
- ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982.
- ПОЛЯНСКИЙ В.И. О виде у низших водорослей. М.; Л., 1956.
- СЕВЕРЦОВ А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939.
- СЕВЕРЦОВ А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М., 1967.
- СИДОРОВА И.И., ТАРАСОВ К.Л. Современные представления о филогении и систематике грибов. - Итоги науки и техники. Ботаника, 1980, т. 4, с. 3-48.
- УСПЕНСКАЯ Г.Д. Обзор современных взглядов на таксономию и филогению сферопсидальных грибов. - В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л., 1984, с. 136-146.
- CARMICHAEL, J.W. et al. Genera of Hyphomycetes. Alberta; Edmonton, 1980.
- DESCALS, E. Conidia as modified hyphae. - Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.), 1985, v. 94, N 2-3, p. 209-227.
- HAWK-

SWORTH, D.L., SUTTON, B.C., AINSWORTH, G.C. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 7th ed. Kew, 1983. HUGHES, S.J. Conidiophores, conidia and classification. - *Canad. J. Bot.*, 1953, v. 31, N 5, p. 577-659. LUTTRELL, E.S. Deuteromycetes and their relationships. - In: *The whole fungus*, v. 1. Ed. B. Kendrick. Ottawa, 1979, p. 241-264. NAG RAJ, T.R. Some coelomycetous anamorphs and their teleomorphs. - In: *The whole fungus*, v. 1. Ed. B. Kendrick. Ottawa, 1979, p. 183-200. SACCARDO, P.A. *Conspectus generum fungorum italiae inferiorum nempe ad Sphaeropsidae, Melanconiae et Hyphomycetae pertinentium systemate sporologico dispositorum*. - *Michelia*, 1880, v. 2, p. 1-38. SACCARDO, P.A. *Sylloge fungorum*, v. 3, Pavia, 1884. SUBRAMANIAN, C.V. A classification of the Hyphomycetes. - *Curr. Sci.*, 1962a, v. 31, N 10, p. 409-411. SUBRAMANIAN, C.V. The classification of the Hyphomycetes. - *Bull. Bot. Surv. India*, 1962b, v. 4, N 2, p. 249-259. SUBRAMANIAN, C.V. *Hyphomycetes. Taxonomy and biology*. London; New York, 1983. SUTTON, B.C. *The Coelomycetes. Fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata*. Kew, 1980. TUBAKI, K. *Studies on the Japanese Hyphomycetes. V.* - *J. Hattory Bot. Lab.*, 1958, v. 20, N 4, p. 142-244. TUBAKI, K. *Taxonomic study of Hyphomycetes*. - *Ann. Rep. Inst. Fermentation, Osaka*, 1963, v. 1, p. 25-54.

I.A. DUDKA

#### THE PROBLEM OF SPECIES AND TAXONOMIC CRITERIA IN THE ANAMORPHS OF THE "HIGHER" FUNGI

On the basis of the new ontogenetic classifications of Deuteromycotina, in which an attempt has been made to take into account the genetical connections of anamorphs with their teleomorphs mainly belonging to the Ascomycotina (Luttrell, 1979; Sutton, 1980), it is shown that this character is not universal for all Deuteromycetes. Among the representatives of this group the phenomenon of a full loss of the capability for teleomorphs' formation is widespread. A limited number of the paleomycological data permits to suppose that among Deuteromycotina holomorphous organisms, the whole life cycle of which is presented by anamorphs only, have formed a high percentage initially. The absence of sexual process in Deuteromycotina is compensated with the presence of heterokaryosis and parasexual cycle which provide these fungi with the redistribution of the hereditary material and make them one of the most labile and polymorphous fungal or-

ganisms. Three main characters of biologically progressive evolution are inherent to these fungi: 1) increasing number of the individuals; 2) extension of the areas; 3) division into subordinate groups. This situation gives the grounds to take Deuteromycotina not for an artificial and formal, but for a really existing taxonomic group and to consider Deuteromycetous holomorphs, represented by anamorphs only, as independent original species. In the Deuteromycotina the species is defined as a taxonomic category which unites a group of individuals objectively existing in nature as populations, or developmental stages (in cases when teleomorphs are existing, too). Such an approach to the understanding of a species in the Deuteromycetes determines the necessity to indicate in their descriptions the limits of variation of the main specific characters. The taxonomic criteria which may be used as key characters for the taxons of different levels have been dealt with in this paper. The application of morphological and biological characters as taxonomic criteria of the same value on one taxonomic level is criticized. There is an urgent need to revise critically the morphologically similar species which differ from each other in the host specialization only. The complex of morphological and ontogenetic characters is the most promising one for the delimitation of species and genera in the Deuteromycotina at present. For the Hyphomycetes, systems adopted by Carmichael et al. (1980) and Subramanian (1983) are discussed. The first of them is criticized as the rules of the International Code of Botanical Nomenclature have not been followed consistently.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА И РОДА У ГРИБОВ

Среди различных подходов к определению вида, наиболее установившимся является определение, вытекающее из синтетической теории эволюции: вид - это система викарирующих популяций, вследствие непрерывного потока генов имеющая общую эволюционную судьбу и изолированная генетически от других популяций (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Формальное использование этого определения дает простой критерий для разделения сходных видов - критерий скрещиваемости. Однако этот критерий, по-видимому достаточный для разделения видов у некоторых групп животных, часто оказывается совершенно не пригодным для растений и микроорганизмов. Полная изоляция в природных условиях может быть обусловлена не только генетической, но и другими формами изоляции. Изолированные аллопатрические популяции вследствие дрейфа генов и различий в экологии могут иметь четкие морфологические или физиологические различия, позволяющие присвоить им ранг видов, однако их генетические системы скрещиваемости могут и не претерпеть изменений. Аллопатрическое видообразование, приводящее к изменению морфологических (морфометрических) и физиологических признаков, хорошо известно у грибов (Хохрякова, 1980). Но и у симпатрических популяций нескрещиваемость не является единственным условием природной изоляции, - таким условием может быть специализация в отношении субстратов (Дьяков, Лекомцева, 1984).

Кроме того, огромное число видов грибов частично или полностью утратило половое размножение и представлено в природе агамными клонами. К таким организмам вообще не применима концепция "биологических видов". Между тем, биологи, работающие с агамными микроорганизмами и хорошо знающие их популяционные структуры, считают вид у них такой же дискретной таксономической единицей, как и у скрещивающихся (Полянский, 1982; Sonneborn, 1957). Однако подходы к видовой дифференциации у таких организмов имеют свою специфику. "Бесполое размножение может иметь глубокое влияние на структуру генетического аппарата агамных простейших и характер их изменчи-

вости. Для приспособления к меняющимся условиям жизни у них может получить развитие гаплоидия, на фоне которой отбор мутаций, возникающих в больших быстро размножающихся популяциях, может в известной мере компенсировать отсутствие механизмов генетической рекомбинации. Для установления необратимой эволюционной дивергенции агамных форм без невозможного у них попытания на скрещиваемость надо проводить детально сравнительное исследование многих штаммов, собранных из разных мест ареала. Это исследование должно включать изучение жизненного цикла, морфологии, физиологии и экологии. Должны быть использованы все средства, позволяющие судить о сложности генетических различий и их прерывистости" (Sonneborn, 1957).

После этого вступления рассмотрим генетические и молекулярно-биологические подходы к определению видов у грибов.

#### Структура генома

Для целей систематики использовались разные подходы: определение процента ГЦ-пар ДНК, ДНК:ДНК гибридизация, секвенирование.

Первый метод полезен для оценки степени родства между крупными таксонами, определения объема таксона в разных отделах (типах) и царствах, но может использоваться и для разделения видов. Например, различия в процентах ГЦ-пар между штаммами сложного вида *Rhizostonia solani* совпадают с принадлежностью штаммов к разным анастомозирующим группам (Kuninaga, Yokosawa, 1980). Это - важное свидетельство того, что группа *R. solani* состоит из нескольких генетически дивергированных видов-двойников.

ДНК:ДНК гибридизация позволяет сравнить полные геномы изучаемых штаммов, однако интерпретация результатов гибридизационных опытов в таксономическом смысле достаточно сложна. Геном эукариот (см. Гвоздев, 1978; Инге-Вечтомов, 1983) состоит из уникальных последовательностей, высоко-повторяющихся фракций (более 1000 раз) и умеренно-повторяющихся фракций (десятки-сотни раз). Процентное содержание и распределение в геноме этих трех групп фракций различно в разных группах организмов. У высших эукариот до 40% всего генома составляют повторы, у исследованных грибов их меньше (около 10%) и они представлены в основном фракцией умеренных повторов (гены, кодирующие разные типы РНК) (Dons, Wells, 1980; Ullrich,

Raper, 1977).

Кроме того, значительная часть генома эукариот представлена нетранслирующимися участками - интронами. Хотя интрон-экзонные границы константны у большинства эукариот, сами интронные области даже у близкородственных организмов могут значительно различаться. У грибов интроны обнаружены в небольшом числе генов.

В последние годы в молекулярной систематике широкое распространение получило секвенирование 5s-рибосомальной РНК, проведенное и для основных групп грибов (Huysmas et al., 1983; Walker, Doolittle, 1982, 1983; Walker, 1984). Этим методом удалось клас-теризовать изученные грибы в группы, совпадающие с кластерами, полученными традиционными методами, уточнить принадлежность отдельных таксонов несовершенных мицелиальных и дрожжевых грибов к той или иной группе. Однако данные по структуре РНК мало пригодны для видового ранга, ибо эволюция их последовательностей от-стает от эволюции видов. Например, нуклеотидная последовательность трех ржавчинных грибов идентична, несмотря на их принадлеж-ность к разным родам (Gottshalk, Blanz, 1984). То же показано для гомоталлических видов *Neurospora* (Williams et al., 1981). По-види-мому, в отличие от высших эукариот для межвидовых различий гри-бов более пригодна оценка уникальных последовательностей.

#### Биохимическая генетика

Метод диск-электрофореза белков широко применяется в система-тике многих организмов, в том числе грибов (Дьяков и др., 1980). Инвентаризация видоспецифичных локусов, кодирующих те или иные ферменты, позволяет установить качественные различия между близ-кими видами. Расчет генетического сходства и генетических расстоя-ний между популяциями, видами и надвидовыми таксонами дает возмож-ность провести иерархическое изучение той или иной группы орга-низмов (Ayala, 1975). Однако большинство грибов гаплоидны и ред-ко формируют панмиктические популяции. Поэтому при использовании обсуждаемых методов биохимия оказывается оторванной от генетики, и электрофоретические спектры белков представляют собой лишь до-полнительные фены, имеющие, правда, преимущества для таксономи-ческих исследований перед традиционными морфофизиологическими фе-нами вследствие большей близости к генам.

## Скрещиваемость

Несмотря на все оговорки, указанные в начале, скрещиваемость является важнейшим критерием генетической близости изучаемых организмов, даже не будучи обязательным критерием видовой идентичности. Во-первых, возникновение половых и зиготических структур свидетельствует о наличии общих систем генетической совместимости у изучаемых штаммов. Во-вторых, наличие постзиготических структур свидетельствует о большом сходстве геномов этих штаммов, ибо протекание мейоза возможно лишь при высокой степени гомологии конъюгированных хромосом. Поэтому тест на скрещиваемость полезен во всех случаях, когда он возможен.

Поскольку у природных штаммов грибов широко распространены генетические системы несовместимости, для установления возможности скрещиваемости между грибами, выделенными из двух популяций, надо изучить как можно больше изолятов из этих популяций. Для контроля проводят скрещивания изолятов внутри популяций и сравнивают процент успешных меж- и внутрипопуляционных кроссов.

Эффективность скрещиваний можно оценить по разным показателям: образованию индуцированных половых органов или иных структур, указывающих на гибридизацию или половой процесс (оогониев, протоперитециев, пряжек и т.д.); возникновение зиготических структур (оо- и зигоспор, асков, базидий); образование постмейотических структур (аско- и базидиоспор); прорастание мейоспор; фертильность гибридов. Критерием, говорящим о принадлежности двух популяций к одному виду, надо считать последний, остальные свидетельствуют об идентичности систем скрещиваемости, но не о полной идентичности геномов. Вероятно, общие системы несовместимости, дающие возможность плазмогамии, кариогамии и даже мейозу, присущи группам близких видов, которые можно интерпретировать как род (Наумов, 1978). Например, все виды *Neurospora* имеют одинаковую систему половой несовместимости, скрещиваются, но дают, как правило, вегетативно растущие гибриды (Perkins et al., 1976). Также удается скрещивать гетероталлические виды *Phytophthora*, которые имеют общую систему несовместимости, но гибридные ооспоры образуются в меньшем проценте и хуже прорастают (Savage et al., 1968).

## Морфология

Поскольку человек около 80% информации получает через органы зрения, морфология традиционно является для него основой различий между организмами, в том числе и грибами. Однако морфологический критерий в систематике грибов требует более осторожного отношения, чем для высших эукариот. Во-первых, сходство в морфологии не обязательно указывает на видовую идентичность, ибо среди грибов видов-двойников, по-видимому, больше, чем мы предполагаем. Во-вторых, огромный полиморфизм морфологических признаков часто приводит к тому, что штаммовые различия выглядят более выразительными, чем видовые. Поэтому требуется тщательная работа по отбору наиболее консервативных признаков, присущих виду, роду и т.д. В-третьих, большинство микроскопических грибов изучают на искусственных средах, которые влияют на морфолого-культуральные признаки как эпигенетически, так и вследствие отбора мутантов, приспособленных к росту именно на данном субстрате, но редко встречающихся в природной обстановке. Поэтому морфологические признаки без экспериментальной оценки размаха их внутривидовой и онтогенетической изменчивости, коррелятивных связей и прочих не могут быть достаточно прочным критерием при разделении видов. Очень важна генетическая оценка систем, стоящих за теми или иными, даже очень хорошими с точки зрения систематика признаками. Пример такой оценки - генетическое изучение нового вида *Aspergillus heterokaryoticus*, описанного на зернах риса в 1965 г. в Мексике и Техасе. Он имеет много сходных признаков с аспергиллами из группы *glaucus*, но вместо зеленых, коричневые и белые конидии. Скрещивания показали, что окраска контролируется двумя генами *wA* и *brA*, причем рекомбинанты *wA<sup>-</sup>brA* - белые, а *wA<sup>+</sup>brA<sup>+</sup>* - зеленые. После УФ облучения зеленых рекомбинантов получены белые и коричневые мутанты, не отличимые от природных штаммов. Зеленые рекомбинанты морфологически сходны с видом *A. amstelodami*, у которого с помощью УФ-лучей также были получены белые и коричневые мутанты. Они полностью фертильны в скрещиваниях как с *A. amstelodami*, так и с *A. heterokaryoticus*, и продуцируют фертильное потомство. Тест на аллелизм показал, что цвет конидий мутантов *A. amstelodami* определяется теми же генами, как и у *A. heterokaryoticus*. Таким образом, новый вид - это природные морфологические вариан-



ты *A. amstelodami*.

Изучение спектра морфологических мутаций повышает разрешающую способность фенетического анализа, ибо позволяет в короткий срок на небольшом материале получить широкий размах изменчивости, присущей данному виду, выделить видоспецифические морфы. Кроме того, при мутационном анализе имеется большая вероятность того, что полученные изменения фенотипа действительно обусловлены мутацией в одном гене, т.е. являются дискретными фенами (Юдин, 1976).

### Физиология

Экспериментальное изучение фитопатогенных грибов показало, что морфологические виды гетерогенны, и заставило больше внимания уделять физиологическим признакам, в частности, специализации по хозяевам. Крайняя точка зрения была выражена Э. Гойманном при таксономическом анализе *Peronospora* (Gäumann, 1923).

Аналогичный подход традиционно господствует в систематике дрожжей, бедных морфологическими признаками и поэтому разделяемых по способности сбраживать различные сахара на виды. Генетический анализ, проведенный Г.И. Наумовым (1977), обнаружил таксономическую незначимость этих признаков, ибо разные "виды" представляют собой рецессивные мутанты по нескольким локусам, управляющим синтезом соответствующих ферментов.

### Заключение. Объем вида

Сходство совокупностей, составляющих вид, род и т.д., отражает сходство их генотипов (см. Антонов, 1980). Это было со времени возникновения понятий о генотипе и фенотипе, но лишь в последнее время данная аксиома из декларации превратилась в инструмент таксономических исследований. В настоящее время структура геномов изучена у небольшого числа видов грибов. Для высших эукариот, в отношении которых традиционные методы систематики гораздо более разнообразны и информативны, чем для грибов, изучение геномов широко используется в систематике. Например, у рептилий межвидовые (в пределах рода) различия в размерах геномов зависят почти исключительно от различий в количестве высокоповторяющихся фракций ДНК; различия в пределах семейства (межродовые) обусловлены вариацией всех повторов (в том числе и умеренных);

различия в пределах отряда зависят не только от повторов, но и от уникальных участков (Olmo et al., 1981).

У грибов, как было сказано, повторов меньше и они более консервативны. Например, у *Coprinus cinereus* ингибирована даже мейотическая рекомбинация внутри рибосомальных ДНК (Cassidy et al., 1984). Поэтому повторы не могут свидетельствовать о видовых различиях. Следовательно, на геномном уровне объем родов исследованных грибов соответствует объему видов рептилий. Различия в структуре геномов грибов и высших эукариот, возможно, имеют фундаментальное значение для определения объема вида и рода.

Кроме того, вследствие полифилетического происхождения грибов и сильной дивергенции внутри крупных таксонов, по-видимому, говорить об общих принципах организации генома, присущих всем грибам, преждевременно. Поэтому объем вида и рода в разных эволюционных линиях и крупных таксонах грибов также может быть не одинаковым.

На объем вида оказывает влияние также система размножения. Виды грибов, образующие панмиктические популяции, вероятно имеют более сложную генетическую структуру, чем агамные виды, для которых пока достоверно известны только два интегрирующих фактора: общность происхождения и экологическая специализация. В то же время вопрос о влиянии степени специализации на объем и структуру видов нельзя решать а priori: у слабо специализированных видов описана сложная иерархия генетических систем половой и вегетативной несовместимости, снижающая степень их интеграции.

## ЛИТЕРАТУРА

АНТОНОВ А.С. (ред.) Молекулярные основы геносистематики. М., 1980. ГВОЗДЕВ В.А. Организация генома у эукариот. - Молек. биол., 1978, т. 12, № 1, с. 5-35. ДЬЯКОВ Ю.Т., ЛЕКОМЦЕВА С.Н. О симпатрическом видообразовании у грибов. - Биол. науки, 1984, № 11, с. 5-16. ДЬЯКОВ Ю.Т., ПАНТЕЛЕЙМОНОВА Т.И., МОСКОВКИН Л.И. Использование метода электрофореза белков для исследований по таксономии и изменчивости грибов. - Итоги науки и техники. Ботаника, 1980, т. 4, с. 106-149. ИНГЕ-ВЕЧТОМОВ С.Г. Введение в молекулярную генетику. М., 1983. НАУМОВ Г.И. Сравнительная генетика признаков, используемых в таксономии дрожжей. Автореферат докт. дисс. М., 1977. НАУМОВ Г.И. Генетическая концепция рода у грибов. - ДАН, СССР, 1978, т. 241, № 4, с. 952-954. ПОЛЯНСКИЙ Ю.И. Проблема вида и внутривидовая изменчивость в протозоологии. - Вестн. АН СССР, 1982, № 3, с. 76-81. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., ВОРОНЦОВ Н.Н., ЯБЛОКОВ А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. ХОХРЯКОВА

Т.М. О географическом видообразовании фитопатогенных грибов. - Микол. и фитопатол., 1980, т. 14, № 3, с. 269-272. ЮДИН А.Л. О возможности генетического исследования агамно размножающихся простейших. - В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., 1976, с. 19-32. AYALA, F.J. Genetic differentiation during the speciation process. - *Evol. Biol.*, 1975, v. 8, p. 1-78. CASSIDY, J.R. et al., Unusual organization and lack of recombination in the ribosomal RNA genes in *Coprinus cinereus*. - *Curr. Genet.*, 1984, v. 8, N 8, p. 607-613. CATEN, C.E. Genetic determination of conidial color in *Aspergillus heterokaryoticus* and relationship of this species to *A. amstelodami*. - *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1979, v. 73, N 1, p. 65-74. DONS, J.J.M., WESSELS, J.G.H. Sequence organization of the nuclear DNA of *Schizophyllum commune*. - *Biochem. Biophys. Acta*, 1980, v. 607, N 3, p. 385-396. GÄUMANN, E. Beiträge zur einer Monographie der Gattung *Peronospora* Corda. - *Beitr. Krypt.-fl. Schweiz*, v. 5, part 4. Zürich, 1923. GOTTSALK, M., BLANZ, P.A. Highly conserved 5s ribosomal RNA sequences in four rust fungi and atypical 5s rRNA secondary structure in *Microstroma juglandis*. - *Nucleic Acid Res.*, 1984, v. 12, N 9, p. 3951-3958. HUYSMANS, E., DAMS, E., VANDENBERGHE de WACTER, R. The nucleotide sequences of the 5s rRNAs of four mushrooms species and their use in studying the phylogenetic position of Basidiomycetes among the eukaryotes. - *Nucleic Acid Res.*, 1983, v. 11, p. 2871-2880. KUNINAGA, S., YOKOSAVA, R. A comparison of DNA base composition among anastomosis groups in *Rhizoctonia solani* Kühn. - *Ann. Phytopath. Soc. Japan*, 1980, v. 46, p. 150. OLMO, E. et al., Variations in repetitive DNA and evolution in reptiles. - *Comp. Biochem. Physiol.*, 1981, v. 69B, N 4, p. 687-691. PERKINS, D.D., TURNER, B.C., BARRY, E.G. Strains of *Neurospora* collected from nature. - *Evolution*, 1976, v. 30, N 2, p. 281-313. SAVAGE, E.J. et al., Homothallism, heterothallism, and interspecific hybridization in the genus *Phytophthora*. - *Phytopathol.*, 1968, v. 58, N 7, p. 1004-1021. SONNEBORN, T.M. Breeding systems, reproductive methods, and species problems in Protozoa. - In: *The species problem*. Washington, 1957, p. 155-324. ULLRICH, R.C., RAPER, R. Evolution of genetic mechanisms in fungi. - *Taxon*, 1977, v. 26, N 2-3, p. 169-179. WALKER, W.F. 5s rRNA sequences from Atractiellales and Basidiomycetous yeasts and Fungi imperfecti. - *System. Appl. Microbiol.*, 1984, v. 5, p. 352-359. WALKER, W.F., DOOLITTLE, W.F. Nucleotide sequences of 5s ribosomal RNA from Oomycetes and Chytrid water molds. - *Nucleic Acid Res.*, 1982, v. 10, p. 5717-5720. WALKER, W.F., DOOLITTLE, W.F. Redividing the Basidiomycetes on the basis 5s rRNA sequences. - *Nature*, 1982, v. 299, p. 723-724. WILLIAMS, N.P., MUKOPADHYAY, P., DUTTA, S.K. Homologies of *Neurospora* homothallic species using repeated and unrepeated DNA sequences. - *Experientia*, 1981, v. 37, p. 1157-1158.

## GENETIC CONCEPT OF SPECIES AND GENUS IN FUNGI

In the paper the traditional characters like morphological, physiological, and mating reactions, and also new ones like biochemical, genetic and of genomic structure used in distinguishing of species in fungi are described.

The morphological characters used in taxonomy demand more careful attention in fungi than in higher eukaryotes: among fungi there are numerous morphologically similar species; since the morphological characteristics are very polymorphic, selection of suitable characters for species, genera, etc., is important; artificial media used for growth studies influence morphological and cultural characteristics in fungi. Therefore a genetically evaluated system of characters including "good" morphological, physiological (host specificity, fermentation of sugars, etc.) and other characters must be employed.

Mating reaction is not always usable as a criterion since many fungal species are agamic. Results of mating experiments should be evaluated using different indicators as formation of sexual organs or other structures which prove the hybridization or reproductive process (oogonium in Oomycetes, protoperithecium in Ascomycetes, clamp connections in Basidiomycetes); formation of zygotic structures (oospores, zygosporangia, asci and basidia); formation of post-meiotic structures (ascospores, basidiospores); development of meiospores; fertility of hybrids. The criterion of the similarity of two populations of one species is the fertility of hybrids; this test is related to the identity of mating systems but not to the identity of genomes.

The genetic system of incompatibility is widely spread in natural strains of fungi. To establish the possibility of mating of fungi of two populations, it is necessary to study several isolates from these populations. For control studies the mating of isolates from one population must be carried out and the percentage of fertility of the crosses has to be studied.

Biochemical genetics is widely used in the taxonomy of fungi.

The loci incoding enzymes which are specific for a species may be studied using disc electrophoresis; this method enables to establish qualitative differences between closely related species. Mathematical determination of genetic similarity and genetic distances between populations, species, etc. gives the possibility of hierarchic study of organisms. Since the majority of fungi are haploids and rarely form panmitic populations, the results of the biochemical study are not in wholly accordance with genetic data. Nevertheless, electrophoretic spectra of proteins are more useful in comparative studies of genetically related species than the traditional morphological and physiological data.

Fungi possess a less amount of repetitive fractions in their genomic structure than higher eukaryotes. In comparison with vertebrates the fungal species of one genus are more similar to each other in the sequence of nucleotides in the repetitive fractions of DNA. There are less introns in the genomes of fungi than in other organisms. In other words, the species and genera in fungi differ from those in higher eukaryotes in size (scope) at the genomic level, and this difference has a fundamental importance.

Genome structure is not similar in all fungi, and that is why the size (scope) of species and genera is unsimilar in different evolutionary lines and different higher taxa. The size (scope) of species is also unsimilar in fungi which have different systems of reproduction. The fungi that form panmictic populations (e.g., higher Basidiomycetes) have species of bigger scope than Deuteromycetes.

Б. КУЛЛМАН (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, Тарту)

## МЕТОДЫ ВЫЯСНЕНИЯ СТРУКТУРЫ ГРУПП ПЕЦИЦОВЫХ ГРИБОВ

Гипотеза об эволюционирующем виде,

охватывающем род *Scutellinia*

Естественно, что по мере совершенствования научной аппаратуры и методов исследования объемные виды расчленяли на малые виды. С накоплением обширного материала в различных регионах появилась возможность изучить более представительные выборки из популяций. Если индивидуальная и географическая изменчивость популяции являются последовательной и непрерывной и охватывают комбинации признаков "малых видов", их можно объединить в более объемные виды.

В статье излагаются принципы и методы, использованные для выяснения структуры рода *Scutellinia* (Куллман, 1982), которые также целесообразно применять для обработки систематики других "критических" групп пецицовых грибов. Выдвигается гипотеза, что многие виды, описанные раньше как самостоятельные, принадлежат к единому эволюционирующему виду, в структуре которого отражаются пути его эволюции.

Гербарный материал работы собран из всех флористических регионов СССР, использованы и материалы из иностранных гербариев. При анализе материала была выяснена изменчивость признаков и оценена их надежность для выделения структур. Изученные признаки были метрические (длина и ширина спор и волосков, толщина стенки волосков и т.д.) и меристические (число клеток волосков). Выясненные типы орнаментации спор (шиповатая, бугорчатая, бородавчатая, мелкобородавчатая, крупнобородавчатая и сетчатая) были использованы в качестве шкалы для сравнений и характеризования орнаментации всего материала.

Изученные экземпляры грибов характеризовались 20 признаками. Для установления основных признаков материал был подвергнут анализу по методу главных компонентов (Мэлс, Райтвийр, 1974). В результате получена диаграмма, где наблюдается разделение экземпляров на группы. Выяснилось, что наиболее надежным признаком при выделении групп является орнаментация аскоспор. Для выделения видов в

пределах групп (имеющих различные типы орнаментации и строение волосков) пользовались диаграммами, построенными на основе размеров спор. При этом учитывалось расположение типовых экземпляров и объем таксономических (морфологических) видов (Grant, 1985, p. 205) в роде.

Далее каждый вид характеризовался 27 признаками и была выяснена структура рода по методу главных координат (Blackith, Reymet, 1971). На диаграмме главных координат отдельными группами располагались виды с одинаковым типом волосков и орнаментацией аскоспор.

Используя для изображения структуры рода выясненные три основных признака ( $p_1$  - тип орнаментации спор;  $p_2$  - строение волосков; К - отношение длины и ширины спор), была получена схема (Куллман, 1982, с. 27), на которой виды сгруппированы в основном так же, как на диаграмме главных координат. Такое сходство группировок на этой схеме и на диаграмме анализа главных координат доказывает пригодность использованных на схеме признаков для представления структуры рода.

Выяснилось, что группировкам видов на схеме свойственны конкретные экологические признаки - субстраты произрастания (П). На основе этого можно разделять виды на группы: 1) гумусовые сапротрофы; 2) подстилочные сапротрофы на гнилой древесине и подстилке; 3) ксилосапротрофы. Гумусовые сапротрофы и ксилосапротрофы характеризуются различными наборами морфологических признаков. Соединяющим звеном между ними являются подстилочные сапротрофы, для которых свойственны промежуточные между двумя группами признаки (бородавчатая орнаментация) или одновременно признаки, характерные для одной или другой группы (волоски одинаковые или разного строения).

При помощи метода хи-квадрат была выяснена взаимозависимая изменчивость орнаментации аскоспор, строения волосков и индекса формы спор, что доказывает неслучайность видовых комбинаций этих признаков. В роде *Scutellinia* преобразование морфологических признаков  $p_1$ ;  $p_2$ ; К является постепенным и в основном непрерывным. Это можно считать результатом естественного отбора как направляющего фактора, векторизирующего процесс эволюции (Шмальгаузен, 1940). Зависимость  $p_1$ ;  $p_2$ ; К от субстрата произрастания (П) позволяет рассматривать последний как фактор естественного отбора, на-

правляющий изменчивость этих признаков.

Дифференциацию строения волосков ( $p_2$  1 → 2, т.е. появление у некоторых видов по краям апотеции дополнительных волосков, отличающихся по строению от одинаковых волосков, покрывающих апотеции снаружи у всех видов) в пределах рода можно считать адаптацией, связанной с функциями более эффективной защиты гимения, лучшего сбора и сохранения влаги, приводящей к усложнению структуры рода. Зависимость между строением волосков, изменяющимся направленно, и остальными основными признаками позволяет установить направление морфологической эволюции в пределах всего рода. Вероятно, из гумузовых сапротрофных видов через подстилично-сапротрофные развивались ксилотрофные виды ( $P$  1 → 3), причем развитие орнаментации аскоспор протекало от шиповато-бугорчатого типа в сетчатый тип (через бородавчатый и крупнобородавчатый типы:  $p_1$  (1 → 5)). В то же время в разрезе всего рода наблюдается изменение формы спор от шаровидной к эллипсоидальной. Можно предположить, что наблюдаемый в роде *Scutellinia* процесс является выражением морфофизиологического прогресса - микроарогенеза (Завадский, 1967; Матвеев, 1967).

Обнаруженная нами структурность может быть вызвана биологическими явлениями (мутабельность, комбинативность, естественный отбор); все же структуры, названные здесь таксономическими видами, не должны обязательно соответствовать видам в природе.

Предположим, что мы имеем представительные выборки из естественных популяций. Тогда обнаруженная нами структурность в многомерном пространстве признаков зависит от выбранного порядка качественных признаков. Эта упорядоченность типов орнаментации и волосков разделяет непрерывно изменяющийся материал по соответствующим выборкам, которые, аналогично кадрам кинофильма, отличаются от предыдущего и последующего. Поэтому надо сравнивать между собой структуры, имеющие последовательные комбинации качественных признаков, и выяснять, является ли их изменчивость непрерывной. Рассмотрение взятых таким способом выборок изученной совокупности позволило определить ее структурность и направление изменчивости этих структур.

При сравнении изменчивости размеров спор выделенных видов исходили из описанного выше направления изменчивости в строении волосков и орнаментации. Выяснилось, что виды с соседним типом ор-



наментации (бугорчатая и бородавчатая) имеют параллельную изменчивость размеров спор. Среди параллельного ряда видов со спорами средних размеров найдены особи с промежуточными признаками волосков и орнаментации (Куллман, 1982, с. 29, рис. 3). Эти виды являются многочисленными, широко распространенными и проявляющими широкую амплитуду внутривидовой изменчивости.

Важные результаты дало изучение индивидуальной и географической изменчивости количественных признаков.

Изучение индивидуальной изменчивости размеров спор сравнительно дискретной совокупности особей показало, что особи, собранные из отдельных географических регионов, разделяются на две группы. Изучение географической изменчивости последних показало, что обе они имеют непрерывную изменчивость. На основании этого выделялись самостоятельные таксономические виды *S. subhirtella* Svrček и *S. ampullacea* (Limm.) O. Kuntze (Куллман, 1982, с. 48, рис. 14). Графики индивидуальной изменчивости длины волосков и спор этих же видов показывают, что они в свою очередь состоят еще из двух совокупностей, названных нами *морфами*. Конечно, найдутся способы, которые еще подробнее выявляют структурность. При этом возникает вопрос — какому выясненному нами уровню структурности отвечает вид в природе?

На Дальний Восток и Южную Сибирь как на "центры многообразия" рода *Scutellinia* указывает то, что там представлены многие таксономические виды рода, причем большинство из них является диморфным. Выяснилось, что интервал между средней длиной волосков разных морф этих видов является одинаковым. Это указывает на близкое родство этих видов.

Выяснилось, что в центре многообразия морфы разных таксономических видов могут быть более сходными, чем морфы из одного и того же вида. Так, на одном адаптивном уровне подстилочные сапротрофы *S. subhirtella* Svrček и *S. ampullacea* (Limm.) O. Kuntze дивергированы по размерам аскоспор, причем морфы одного и того же вида по величине волосков и спор более различны, чем морфы различных видов с одинаковыми короткими волосками. Последние же являются по величине аскоспор более близкими, чем морфы различных видов с одинаковыми длинными волосками. Вероятно, эти таксоны дивергировали через морфы с одинаковыми короткими волосками.

В центре многообразия можно наблюдать и дивергенцию в обнаруженном нами направлении эволюции рода (Куллман, 1982, с. 29) – с одного адаптивного уровня на другой (от гумусовых сапротрофов к подстилочным сапротрофам), причем происходит дивергенция орнаментации и строения волосков (*S. parvispora* J. Moravec → *S. subhirtella* Svrček → *S. scutellata* (Fr.) Lambotte).

На основе имеющихся данных (Куллман, 1982) и учитывая, что темпы эволюции признаков характеризуют различия между таксонами, можно представить предполагаемый ход эволюции. На Дальнем Востоке представлены морфы *S. parvispora* J. Moravec и *S. subhirtella* Svrček, сходные по длине волосков, но немного отличающиеся друг от друга размерами и орнаментацией спор. При сравнении сходных морф этих таксонов из других мест ареала выясняется, что они там отличаются друг от друга в большей степени, чем в популяциях Дальнего Востока. Можно допустить, что на Дальнем Востоке происходила дивергенция *S. parvispora* и *S. subhirtella*.

Возможно, что дальше от морфы *S. subhirtella* с более длинными волосками и более короткими спорами развивались фенотипы с промежуточными по строению волосками и размерами спор между типичными экземплярами *S. subhirtella* и *S. scutellata* var. *scutellata*. Типичные экземпляры последних имеют ясно дифференцированные краевые волоски. Развитие можно здесь представить как одновременное дивергирование упомянутых двух признаков в виде векторов. Изменение фенотипов *S. scutellata* var. *scutellata* и смещение спектров изменчивости их популяций указывает, что центром распространения таксона был район темнохвойной тайги Южной Сибири и Северной Монголии, откуда таксон, возможно, клинально расширил свой ареал как на восток, так и на запад.

Мы можем представить, что в центре многообразия *S. parvispora*, *S. subhirtella* и *S. ampullacea*, а, вероятно, и *S. scutellata* связаны через более сходные морфы и объединены в один и тот же политипный эволюционирующий вид. У него можно наблюдать два типа изменчивости. Во-первых, изменчивость в центральной популяции вида (в центре многообразия). Там физическая среда настолько благоприятна, что вид может производить "экологические эксперименты" и занимать различные субниши (развитие от одного адаптивного уровня к другому). Можно обнаружить большое количество различных морф, а

также некоторые экземпляры с промежуточными междуморфными признаками. Встречаются экземпляры, которые имеют необычные комбинации признаков (напр., экземпляр, похожий на *S. subhirtella*, но имеющий ребристую орнаментацию спор, не встречающуюся у видов этого рода).

Соотношение факторов эволюции зависит от особенностей размножения. Среди пецизовых грибов доминирует гомоталлизм (Olive, 1963). Вид *S. scutellata* гомоталлический (унипарентальный) (Gwynne-Vaughan, Williamson, 1933). В таком случае для сохранения многообразия центральная популяция не нуждается в экологической изоляции. Источником многообразия являются ошибки копирования - генные мутации - при репликации гена (Грант, 1980). Зиготический мейоз повышает число ошибок. Мутирования различных генов у одного и того же вида варьируют в довольно широких пределах (Грант, 1980, с. 50), т.е. различные признаки изменяются с различной скоростью. На это указывают и наши данные: комбинации признаков не изменяются синхронно. Учитывая направленную изменчивость признаков и степень дивергенции признаков, нами была найдена последовательность морф в центре многообразия.

Видимо, иначе происходит географическая изменчивость. Морфы, происходящие из центра видового ареала, изменяются слегка, некоторые из них исчезают, что повышает степень дивергенции между морфами в периферических популяциях.

Если дивергенция признаков в центральной популяции является последовательной и повышается в периферических популяциях, являясь там ступенчатой, мы можем представить эволюционирующий вид как единую родословную, состоящую из предковой популяции в центре многообразия и ее боковых ветвей в периферических популяциях. Наше понимание об эволюционирующих видах совпадает с концепцией Симпсона (Simpson, 1961), модифицированной Уайли (Wiley, 1978): "Эволюционирующий вид является единой популяционной родословной, происходящей от одной предковой популяции; он сохраняет свою обособленность по отношению к другим таким видам, и у него имеются свои эволюционные направления, своя история."

Развитие структуры эволюционирующего вида в центральной популяции и географическое распространение этих структур изображено на схеме. На векторе  $x$  отмечены субниши на основе изменения субстра-

та произрастания. Вектор  $x$  также отражает направленную изменчивость признаков, зависящих от субстрата произрастания,  $p_1; p_2; K$ . На векторе  $y$  отмечены локальные популяции:  $лп_1$  - центральная популяция, т.е. единая предковая популяция;  $лп_1$ - $лп_5$  - более периферические локальные популяции. Последовательность морфы а-е соответствует *Ahnereihe*, а'-е' - *Stufenreihe* (Грант, 1980, с. 303). *Ahnereihe* отражает структуру эволюционирующего вида в центральной популяции, показывая расчленение единой предковой популяции и увеличение разнообразия форм с постепенным дивергированием от предковой формы (а). На уровне  $\sum_{i=1}^5 лп$  показано распределение таксонов А; Б; В, выделенные на основе признаков ( $p_1; p_2; K$ ) при одновременном изучении всего собранного материала в границах ареала. В этих распределениях морфизм (по величине волосков и спор) не

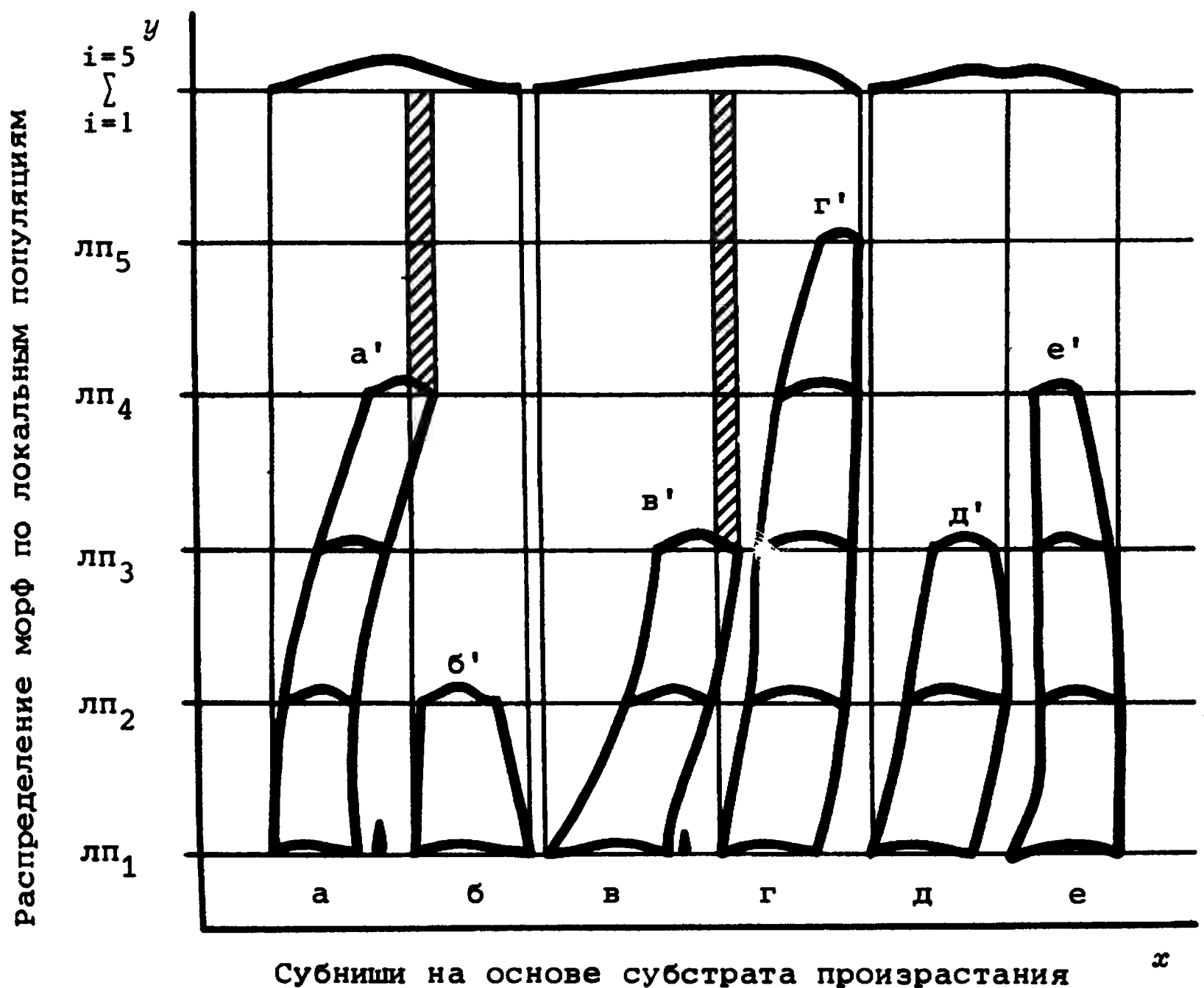


Схема микроэволюции. Объяснения в тексте

проявляется, поскольку морфы в ходе географического распространения слегка изменяются. Последнему отвечает наклон  $a-a'$ ;...;  $e-e'$ . Распределения А и Б имеют соседние типы орнаментации; Б и В различаются по размерам спор.

В периферической популяции  $лп_4$  различие между морфами  $a'$ ,  $г'$  и  $e'$  проявляется как разрыв (*Stufenreihe*): найдены "типичные виды" А, Б и В (которые по европейским материалам были описаны как *S. parvispora*, *S. subhirtella* и *S. ampullacea*). Наоборот, в центральной популяции  $лп_1$  изменчивость морф  $a-e$  выражается как постепенное изменение, континуум от одной субниши к другой, от одного адаптивного уровня к другому.

Система размножения сказывается на характере изменчивости данной популяции (Грант, 1984, с. 23). То явление, что гаплоидные морфы в ходе их географического распространения остаются самостоятельными, а среди них в периферических популяциях проявляется ступенчатая изменчивость, указывает на их унипарентальность. Разнообразие унипарентальных морф (их можно считать чистыми линиями) в центре многообразия может быть обусловлено мутабельностью. Для проверки этого предположения следует сравнить экспериментальные мутанты *S. subhirtella* центрального таксономического вида с морфами эволюционирующего вида в центре многообразия.

По мнению Гранта (Grant, 1985, p. 205), изменчивость унипарентальных и бипарентальных организмов очень различна. Последнюю характеризует комбинация интерградации и разрыва. Для унипарентальных организмов не действительна биологическая концепция вида, а также другие концепции практической таксономии, поскольку их вариации образуют более-менее непрерывную сеть, которую невозможно разделить на таксономические единицы. Однако Грант отмечает, что общая картина изменчивости, характеризующая систему унипарентальных популяций, может соответствовать изменчивости биологического вида.

Представленная здесь концепция эволюционирующего вида позволяет соединить унипарентальные формы в единый вид на основании их микроэволюции. В такой системе вида действует взаимозависимая изменчивость основных признаков. В многомерном пространстве этих направленно изменяющихся признаков непрерывная и последовательная изменчивость структуры совокупности представляется как дивергиро-

ванная цепь (а не сеть).

Вполне вероятно, что большинство описанных видов в роде *Scutellinia* является одним и тем же эволюционирующим видом. На основе собранного материала, однако, это четко доказать невозможно, т.к. некоторые виды (с экстремальными признаками рода) описаны только на основании нескольких гербарных экземпляров. Последние могут являться особями с "экстремальными" комбинациями признаков, из общей совокупности эволюционирующего вида, встречающимися в природе меньшей частотой.

В порядке *Pezizales* имеются и другие роды, в которых таксономические виды со "средними признаками" рода являются многочисленными, широко распространенными и проявляющими большую внутривидовую изменчивость. Если эти виды в центре многообразия рода имеют последовательные комбинации признаков, можно предполагать, что они являются также единым эволюционирующим видом, линии которого разошлись от центра видового ареала, параллельно изменяясь.

#### ЛИТЕРАТУРА

ГРАНТ В. Эволюция организмов. М., 1980. ГРАНТ В. Видообразование у растений. М., 1984. ЗАВАДСКИЙ К.М. Проблема прогресса живой природы. - *Вопр. философии*, 1967, т. 9, с. 124-136. КУЛЛМАН Б.Б. Критический обзор рода *Scutellinia* (*Pezizales*) в Советском Союзе. Таллин, 1982. МАЙР Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. МАТВЕЕВ Б.С. Прогресс и регресс в эволюции. - *Природа*, 1967, в. 5, с. 71-78. МЭЛС Т., РАЙТВИЙР А. Морфометрия и систематика грибов. Тарту, 1974. ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., 1940. BLACKITH, R.E. Morphometrics. - In: *Theoretical and mathematical biology*. New York, 1965, p. 225-249. GRANT, V. *The Evolutionary Process*. New York, 1985. GWYNNE-VAUGHAN, H.C.I., WILLIAMSON, H.S. The asci of *Lachnea scutellata*. - *Ann. Bot.*, 1933, v. 47, p. 375-384. OLIVE, L.S. Genetics of homothallic fungi. - *Mycologia*, 1963, v. 55, N 1, p. 93-103. SIMPSON, G.G. *The major features of evolution*. New York, 1961. WILEY, E.A. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, 1981.

REVEALING GROUP STRUCTURES IN PEZIZALES  
A Hypothesis on an Evolutionary Species  
Embracing the Genus *Scutellinia*

Among the species described in the genus *Scutellinia* the species having characteristics of mean values are widespread, numerous and with great intraspecific variability.

Individual and geographical variation of spore and hair length of these species reveal dimorphism in the Far East and South Siberia. The morphs of these species together form a successive series of continuous variability in a multivariate space (*Ahnereihe*; expressed as a-e on the figure), according to the directed change at a different speed of the main characters, i.e. of types of spore ornamentation, hair and spore measurements. (The vector  $x$  on the figure denotes the change in the subniche on the basis of the change in the substratum. It also denotes the direction of the changes in the main characters depending on the substratum. The vector  $y$  denotes the distribution of morphs in local populations.) The Far East and South Siberia can be looked upon as centres of diversity ( $\pi\pi_1$ ): the number of the morphs has decreased in the peripheral populations ( $\pi\pi_2$ - $\pi\pi_5$ ). In peripheral populations the difference between morphs is revealed as *Stufenreihe* (a'-r'-e'). In the course of geographical distribution uniparental haploid morphs change clinally (a-a; ...; r-r'). This may cause partial overlapping of the frequency distribution of morph characters, and morphism is in total ( $\sum \pi\pi$ ) not revealed.

On the basis of uniparental haploid fungi we can present an evolutionary species as a group of morphs (lines) a-e in an ancestor population, developed by the directed continual and gradual divergence of the characteristics of the ancestor (a) and distributed into peripheral populations.

While species with combinations of extremal characteristics are mainly described on the basis of few specimens, they may be regarded as samples with rare combinations of characters from the collection of common evolutionary species.

Н.В. МАЦКЕВИЧ и Т.В. ТЕПЛЯКОВА (ВНИИ охраны природы и заповедного дела, Москва; ВНИИ биологических методов защиты растений, Кишинев)

## ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ДЕЙТЕРОМИЦЕТОВ В КУЛЬТУРЕ

Вид у грибов общепризнанно рассматривается как система более мелких единиц, несмотря на отсутствие единого мнения в их терминологии и характеристике, в изучении которого все большее развитие приобретает комплексный подход. Внутривидовая дифференциация грибов приводит к возникновению в природе и культуре их специализированных форм, физиологических рас, штаммов, популяций, биотипов и других категорий изменчивости.

В определении физиологических рас фитопатогенных грибов, которые характеризуются определенной комбинацией генов вирулентности, мнения исследователей в большинстве случаев совпадают. Это касается и признания гетерогенности большинства рас, проявляющейся в том, что отдельные так называемые сложные расы состоят из нескольких биотипов.

Разногласия возникают при определении образцов, именуемых штаммами, применительно к которым отсутствуют сведения о специфике их генетической информации. В существующей справочной литературе штаммы микроорганизмов рассматриваются как образцы культуры, отличающиеся друг от друга тем, что они выделены из разных географических зон, с различных растений, их отдельных частей и т.д. Или же под штаммом подразумевают культуру микроорганизмов, наследственная однородность которой поддерживается отбором. Тем не менее, как для селекционных штаммов гриба, осуществляющих биосинтез, ферментативные процессы и накопление биомассы, так и для наследственно неоднородных штаммов фитопатогенов, представляющих собой природные популяции, характерна способность дифференцироваться на более мелкие внутривидовые единицы — варианты и биотипы.

Наряду с понятием *штамм* в ряде случаев употребляется термин *вариант* (Гольдат и др., 1967; Mansour, Sabet, 1971; Портенко, Касьяненко, 1972). Варианты (по-видимому, мутанты) фитопатогенных грибов по сравнению с диким типом могут отличаться ауксотроф-



ностью, пигментообразованием и другими показателями. В практике отечественных селекционеров, работающих с продуцентами антибиотиков, под вариантом подразумевают отдельный моноконидиальный изолят, отобранный в индуцированной мутагенами или естественной популяциях исходного штамма и превышающий на 15-40% и больше его активность. Устойчивость активности варианта в этом случае оценивается по многоступенчатой схеме, которая включает его испытания в ряду вегетативных пассажей и моноконидиальных рассевов.

**Б и о т и п** (по Гойману, 1954 - гомотип) считается элементарной единицей изменчивости грибных популяций. Он рассматривается как совокупность особей, имеющих один и тот же генотип. Предпосылкой такого толкования биотипа служат представления А.А. Ячевского (1927), Э. Стэкмена и Дж. Харрара (1959) и других авторов, которые считают его еще более мелкой, чем физиологическая раса, микроэволюционной единицей, представляющей собой генетическую тождественность, или чистую линию. Биотипу противопоставляется **п о п у л я ц и я** (гетеротип), которой может быть гетерогенная физиологическая раса или штамм, являющиеся совокупностью генетически различных биотипов.

В последние годы определенное признание получил методологический подход, заключающийся в анализе структуры и ареалов популяций. В результате представляется возможным оценивать инфекционную способность, вирулентность, расовый и биотипный состав популяций того или другого возбудителя, то есть определять структуру его популяций.

Одновременно проводятся исследования, посвященные сравнительному изучению ареалов популяций и их вирулентности, определяемой концентрацией вирулентных генов (Левитин и др., 1985; Михайлова, Васильев, 1985). По представлениям вышеуказанных авторов, природные популяции фитопатогенных грибов могут занимать широкие или узкие ареалы. Эти ареалы могут быть равными по величине материкам или характеризоваться узкой локализацией в виде отдельных очагов в пределах небольших регионов. Вирулентность популяций и занимаемые ими ареалы определяют по частоте встречаемости особей (клонов), вирулентных или авирулентных к определенному набору моногенных по устойчивости к данному возбудителю линий или сортов растения-хозяина. При этом, по данным некоторых исследований (Левитин и др.,

1985), по показателю концентрации вирулентных клонов различаются только географически отдаленные популяции.

У фитопатогенных грибов в фазе паразитической активности биотип имеет четкие параметры характеристик (Коновалова, Лекомцева, 1973; Касьяненко и др., 1975), которые в настоящее время в большинстве случаев определяют на генной основе, используя, как было указано, специальные наборы растений-дифференциаторов, имеющих по одному доминантному гену устойчивости. В сравнении с этим у облигатных и факультативных сапротрофов в культуре определение биотипа имеет дискуссионный характер и требует дальнейшего уточнения.

Внутривидовой полиморфизм в одинаковой мере распространяется и на дейтеромицеты в условиях искусственных питательных сред (Мацкевич, 1981). При этом внутри их видов имеют место штаммы, варианты и биотипы. В отношении последних нашими исследованиями были разработаны фенотипические критерии, излагаемые ниже.

#### *Фенотипические критерии дейтеромицетов в культуре*

При разработке указанных критериев мы исходили из предположения, что биотип дейтеромицетов должен быть, в отличие от преимущественно гетерогенных штаммов (в том числе и селекционных), генетически стабильным (устойчивым). В пределах биотипов удастся наблюдать проявление коррелятивной зависимости между макро- и микроморфологическими особенностями, типом бесполого воспроизведения и физиологической активностью по биосинтетической способности, вирулентности, хищности, продукции биомассы и другим показателям, тогда как у нестабилизированных культур-популяций такая зависимость чаще всего не обнаруживается.

Так, "зеленый" биотип, выявленный нами (Юсим, Мацкевич, 1966) в рассевах и при отливке из секторов колоний производственного штамма *Penicillium chrysogenum* Thom. 194 - продуцента пенициллина и пенициллиноподобных веществ, обладает в 3-4 раза более высокой антибиотической активностью, чем контрастный по отношению к нему "белый" биотип, который не образовывал конидиеносцев.

Сопоставление фенотипически "зеленых" и "белых", но не стабилизированных культур того же штамма не выявило, как и предполагалось, различий между ними по антибиотическим свойствам. В этом

случае "белая" культура могла обладать более высокой продукцией антибиотиков группы пенициллинов, чем "зеленая". Третий морфологический тип "серый", который мы считаем гетерокариотическим, характеризовался промежуточными показателями биосинтетической активности.

Аналогичным образом различались между собой не только по морфологии и типам спороношения, но и паразитическим свойствам "черный" и "белый" биотипы *Verticillium dahliae* Kleb.

Дифференциация дейтеромицетов в культуре на биотипы рассматривается нами как основа анализа закономерностей и кариологических механизмов их спонтанной изменчивости.

*Связь внутривидовой изменчивости дейтеромицетов*

*с реализацией феномена мицелиально-дрожжевого диморфизма*

В популяциях дейтеромицетов при развитии в культуре вследствие мутаций или иных категорий наследственных изменений может возникать устойчивая гетерогенность, являющаяся материалом микроэволюционного процесса. Это приводит к спонтанному обособлению или искусственному отбору биотипов и других форм внутривидовой изменчивости, проявления которой характеризуются определенными закономерностями. Одна из этих закономерностей выражается в реализации принципа дуалистичности (мицелиально-дрожжевого диморфизма) и связи полиморфизма бесполого спороношения с изменчивостью по морфолого-физиологическим особенностям.

Современная трактовка мицелиально-дрожжевого диморфизма (Smith, Berry, 1976; Беккер, 1977; Park, 1982, 1982a) по сути дела соответствует феномену, который его первооткрыватели Х.Н. Хансен и Р.Э. Смит (Hansen, Smith, 1932; Hansen, 1938) называли "двойственным явлением" (dual phenomenon).

Нашими исследованиями было обнаружено, что мицелиально-дрожжевой диморфизм проявляется, как и в описаниях Хансена и Смита, в дифференциации популяций дейтеромицетов при клоновом анализе на агаризованных средах на три-четыре (иногда больше) морфологических типа, из которых два являются контрастными, а остальные — смешанными (секторированными) или промежуточными (гетерокариотическими). Однако только в том случае, если культуры контрастных типов представляют собой генетически стабильные линии — биотипы, они разли-

чаются по показателям физиологической активности, тогда как смешанный и промежуточный типы в той или иной степени подобны исходной популяции. Один из контрастных морфологических типов характеризуется способностью к формированию типичных конидий на конидиеносцах (спорулирующий биотип), а второй - отсутствием этой способности (мицелиальный биотип). При этом физиологическая активность в большинстве случаев преобладает у спорулирующего биотипа.

Предполагаемая стерильность мицелиального биотипа вызвана не блокированием спорообразования вообще, а переходом к новому типу размножения, при котором конидии образуются на вегетативном мицелии по типу бластоспор или на боковых, иногда разветвленных, выростах гиф. В зависимости от размеров конидии гифального происхождения могут называться микроконидиями, а типичные (на конидиеносцах) конидии - макроконидиями и наоборот.

Изменчивость по схеме мицелиально-дрожжевого диморфизма была выявлена нами у всех исследованных грибов.

Так, высокоактивный "зеленый" биотип *P. chrysogenum*, отнесенный нами к спорулирующей форме "двойного феномена", имел собранные в цепочки одноклеточно-одноядерные конидии - фиалоспоры, которые формировались на конидиеносцах. Низкоактивный "белый" мицелиальный биотип не образовывал конидиеносцев, а его макроконидии возникали большей частью одиночно на вегетативном мицелии, а также боковых выростах гиф (Мацкевич, 1972) и имели от 2-3 до 17 ядер.

"Белый" (мицелиальный) биотип *V. dahliae* продуцировал только макроконидии (Мацкевич, Шаабдурахманова и др., 1974), а по определению Ж. Сафиязова и др. (1972) - "макроспоры", которые имели размеры  $5,0-5,3 \times 3,0-3,3$  мкм и формировались на мицелии или в виде терминальных вздутий на боковых выростах гиф. "Черный" биотип того же гриба был подобен спорулирующей форме, так как образовывал на конидиеносцах микроконидии ( $3,0 \times 1,3-2,6$  мкм), а также хламидоспоры и микросклероции. У "черного" биотипа наблюдалась, кроме того, способность к распаду мицелия на оидии.

Различий в кариологической характеристике названных биотипов *V. dahliae* обнаружено не было. Все типы спор имели по одному ядру. В то же время, по данным наших с Р.П. Молчановой исследований, "черный" биотип обладал наибольшей патогенностью.

Дискуссионный характер представлений о связи морфологии и вирулентности *V. dahliae* (Касьяненко и др., 1978), вероятно, объясняется сильно выраженной рекомбинационной изменчивостью этого вида (Hastie, 1968) и его внутривидовым полиморфизмом вследствие анэуплоидии (Мацкевич, Шаабдурахманова и др., 1974), что затрудняет отбор константных форм - биотипов. Тем не менее с помощью молекулярно-генетических исследований удастся выявлять геномные различия между вирулентными и авирулентными формами данного гриба (Исмаилов и др., 1979).

У представителей разных родов хищных грибов также обнаружено два типа конидиеобразования и связь этого явления с изменчивостью по морфологическим признакам и нематофаговой способности, что соответствует проявлению и у них мицелиально-дрожжевого диморфизма.

Популяции названных грибов состоят из "хищного" (спорулирующего) и "сапротрофного" (мицелиального) биотипов, дифференцирующихся при моноконидиальных посевах. Первый из них формирует макроконидии на типичных для каждого рода или вида конидиеносцах. Для второго характерно образование микроконидий гифального происхождения. Доказательством гетерогенности популяций нематофаговых грибов может служить наличие макро- и микроконидий в культурах смешанного и промежуточного типов (Андреева, Мацкевич, 1976).

Макро- и микроконидии различались между собой и по ультратонкой морфологии (Теплякова и др., 1977). Клеточная оболочка как макро-, так и микроконидий состоит из трех слоев. Однако промежуточный слой у микроконидий развит более сильно. В клетках макроконидий обнаружены элементы эндоплазматической сети, митохондрии, рибосомы и другие структурные элементы. В сравнении с этим микроконидии заполнены структурами липидной природы, которые маскируют другие клеточные органеллы, за исключением плазмалеммы, которая хорошо просматривается и у макроконидий.

Спонтанная изменчивость по типу мицелиально-дрожжевого диморфизма обнаружена нами и у некоторых дрожжевых грибов - *Candida tropicalis* (Cast.) Berkh. и видов рода *Saccharomyces* (Meyen) Rees (*S. cerevisiae* Meyen и *S. vini* Meyen) (Мацкевич, Курт и др., 1974). Это выражается в наличии в популяциях названных групп грибов двух форм ("дрожжевидной" и "псевдомицелиальной"), которые, кроме мор-

фологических особенностей, различаются между собой по накоплению биомассы и белка:

| <u>Морфологический тип</u> | <u>Биомасса, г/л</u> | <u>Белок, %</u> |
|----------------------------|----------------------|-----------------|
| <i>C. tropicalis</i>       |                      |                 |
| "Дрожжевидный"             | 14                   | 40 - 41         |
| "Псевдомицелиальный"       | 7 - 8                | 55 - 58         |
| "Смешанный"                | 12 - 13              | 43 - 47         |
| Популяция (контроль)       | 10 - 12              | 45              |

Если считать, что дрожжевидные культуры размножаются почкованием, а псевдомицелиальные иногда образуют бластоконидии, то первые из них можно отнести к мицелиальному биотипу "двойного феномена", а вторые - к спорулирующему. Наряду с этим в рассевах дрожжей, как и других грибов, преобладает смешанная форма.

Дифференциация популяций дейтеромицетов в культуре на указанные выше биотипы, кроме научного интереса, имеет определенное значение в промышленной селекции грибов и защите растений.

Следует отметить, что мицелиально-дрожжевой фиморфизм мы рассматриваем только как одну из форм микроэволюции дейтеромицетов. Вся же совокупность изменений более многообразна и вызывается различными по специфике действия генетическими механизмами. Так, у *P. chrysogenum* 194 сначала было обнаружено проявление названного феномена в классическом виде (см. выше). В дальнейшем у того же штамма был выявлен более широкий спектр изменчивости и высказано предположение о цитоплазматическом характере наследования ряда признаков (Юсим, 1968).

#### *Возможные генетические механизмы мицелиально-дрожжевого диморфизма дейтеромицетов*

Предполагается, что генетическими механизмами мицелиально-дрожжевого диморфизма дейтеромицетов может быть гетерокариоз и сегрегация гетерокарионов.

Так, по мнению Хансена и Смита, "двойной феномен" контролируется ядрами двух различных генотипов ("ядерный дуализм"). Другие авторы (Hooker, 1957 и др.) рассматривали названный феномен как закономерное проявление гетерокариоза у дейтеромицетов. Той же точки зрения придерживался и С.И. Алиханян (1969), который считал, что

"двойственное явление" вызывается диссоциацией гетерокариотических систем грибов, содержащих ядра двух генотипов, один из которых может быть ревертантом родительского типа.

Существование гетерокариоза у исследованных нами грибов цитологически подтверждается многоядерностью клеток гиф и конидиеносцев, предполагаемой гетерокариотичностью конидий гифального происхождения (*P. chrysogenum*) и конидий, формирующихся обычным способом (грибы рода *Arthrobotrys* Corda). Например, у последних большинство макроконидий происходит не только из двух- или многоядерных базальных клеток конидиеносцев, но и характеризуется морфологической неидентичностью содержащихся в них ядер. Данное явление свидетельствует о возможных генетических различиях этих ядер.

В вегетативной фазе дрожжевых грибов рода *Saccharomyces* возникновение гетерокариотических комплексов может осуществляться в результате совмещения с помощью анастомозов цитоплазмы и ядер двух или нескольких клеток (Мацкевич, Головня, 1965).

Кроме анастомозирования, гетерокариотичность у дейтеромицетов создается за счет миграции из клетки в клетку, по-видимому, мутантных ядер. Возможность такого явления обнаружена нами при изучении ультратонкой морфологии макроконидий представителей рода *Arthrobotrys*.

Если исходить из представлений (Parmeter et al., 1963), что возникшие вследствие мутаций гетерокарионы более устойчивы по сравнению с гетерокарионами, образующимися из гетерогенных источников (при анастомозировании), то "двойные" грибы, вероятно, представляют собой гетерокариотические сочетания ядер дикого и мутантного типов, детерминирующих развитие спорулирующей и мицелиальной форм - биотипов. В силу этого они образуют относительно стабильные ассоциации, а после расщепления восстанавливаются с помощью анастомозов и в результате миграции ядер или формирования гетерокариотических спор.

Сегрегация гетерокарионов осуществляется, по нашим данным, через образование одно- или многоядерных гомокариотических конидий, при изоляции которых представляется возможным воспроизводить указанные выше биотипы. Гетерокарионы диссоциируют также вследствие секториальной изменчивости, обусловленной обособлением ядра одного из генотипов ассоциации, визуальным подтверждением чего может

быть образование смешанных (секторированных) колоний или появление очага другого типа спор в культурах с преобладанием макро- или микроконидиального спороношений.

Не исключено, что в реализации мицелиально-дрожжевого диморфизма участвует и парасексуальный процесс, констатируемый у *V. dahliae* (Hastie, 1968), нематофаговых хищных (Мацкевич, Теплякова, 1974; Мацкевич, 1981) и многих других грибов (Дьяков, 1980).

В наших исследованиях возможность рекомбинаций мы объясняем наличием совмещенных (по-видимому, сливающихся или слившихся) ядер и хиазмоподобных структур, свидетельствующих о митотическом кроссинговере. При этом хиазмы (X-образные структуры) локализуются или в каком-то одном участке конъюгирующих хромосом (чаще в центральных районах), или же наблюдаются множественные обмены, что соответствует мнению о существовании двойных митотических кроссинговеров (Hastie, 1968). В этом же аспекте представляет интерес факт совмещения интерфазных или делящихся (дифференцированных на хромосомы) ядер с помощью выростов (мостов) ядерного материала.

В настоящее время исследования мицелиально-дрожжевого диморфизма продолжают на новой научной основе - с использованием метода слияния протопластов (Мироненко, 1984). Однако и в этом случае важность проведения цитогенетического контроля не вызывает сомнений.

В заключение следует сказать, что выявленный нами способ спороношения мицелиальных форм можно использовать как дополнительный таксономический признак, поскольку у разных видов он имеет свою специфику.

## ЛИТЕРАТУРА

- АЛИХАНИЯ С.И. Об основных принципах селекции микроорганизмов. - В кн.: Генетические основы селекции микроорганизмов. М., 1969, с. 5-19. АНДРЕЕВА Т.В., МАЦКЕВИЧ Н.В. Особенности поведения ядер в онтогенезе нематофаговых хищных грибов *Arthrobotrys oligospora* Fres. - В сб.: Применение удобрений и защита растений от вредителей и болезней в Западной Сибири. Новосибирск, 1976, в. 1, с. 147-159. БЕККЕР З.Э. Цитологические и цитохимические исследования грибов в СССР. - Микол. и фитопатол., 1977, т. 11, в. 1, с. 82-85. ГОЙМАН Э. Инфекционные болезни растений. М., 1954. ГОЛЬДАТ С.Ю., БАРТОШЕВИЧ Ю.Э. и др. Достижения отечественной селекции штаммов - продуцентов антибиотиков. - Антибиотики. 1967, т. 12, № 11, с. 971. ДЬЯКОВ Ю.Т. Роль рекомбинации в эволюции



грибов. - Микол. и фитопатол., 1980, т. 14, в. 2, с. 183-186.

КАСЬЯНЕНКО А.Г., ГОРЬКОВЦЕВ Е.А., РЯБОВА И.М. Физиологические расы возбудителя вертициллезного вилта хлопчатника и их биотипы. - В кн.: Генетическая изменчивость возбудителя вилта и пути вилтоустойчивости хлопчатника. Душанбе, 1978, с. 32-46.

КАСЬЯНЕНКО А.Г., ПОРТЕНКО Л.Г., ГОРЬКОВЦЕВА Е.А. - Докл. АН Тадж. ССР, 1975, т. 18, № 11, с. 54-58.

КОНОВАЛОВА Н.Е., ЛЕКОМЦЕВА С.Н. В комиссии иммунитета растений ВАСХНИЛ. - Микол. и фитопатол., 1973, т. 7, в. 2, с. 157-158.

ЛЕВИТИН М.М., ПЕТРОВА А.Н., АФАНАСЕНКО О.С. Сравнительное изучение популяций *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. по признакам вирулентности. - Микол. и фитопатол., 1985, т. 19, в. 2, с. 154-158.

МАЦКЕВИЧ Н.В. Изменчивость и способы формирования конидий в поверхностной культуре различных штаммов *Penicillium chrysogenum* Thom. - Микол. и фитопатол., 1972, т. 6, в. 3, с. 208-215.

МАЦКЕВИЧ Н.В. Спонтанная изменчивость и кариология несовершенных грибов. М., 1981.

МАЦКЕВИЧ Н.В., ГОЛОВНЯ М.В. Полиплоидия в онтогенезе вегетативных популяций дрожжевых грибов. - В кн.: Полиплоидия и селекция. М.-Л., 1965, с. 156-163.

МАЦКЕВИЧ Н.В., КУРТ Л.А., ШТЕПЕНКО И.Г., ДМИТРИЕВ В.В. "Двойственное явление" в изменчивости полиплоидных и неполиплоидных штаммов дрожжевых грибов *Candida tropicalis* - продуцентов кормового белка. - В кн.: Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М., 1974, с. 57-63.

МАЦКЕВИЧ Н.В., ТЕПЛЯКОВА Т.В. Возможные цитологические доказательства парасексуального цикла у нематофаговых хищных грибов *Arthrobotrys Corda*. - Научно-техн. бюлл. Борьба с вредителями и болезнями сельскохозяйств. культур в Сибири. Новосибирск, 1974, в. 12, с. 27-37.

МАЦКЕВИЧ Н.В., ШААБДУРАХМАНОВА Г., САФИЯЗОВ Ж.С. Цитоморфологические и кариологические особенности возбудителя вилта хлопчатника *Verticillium dahliae* Kleb. в онтогенезе. - Сельскохозяйств. биология, 1974, т. 9, № 6, с. 856-864.

МИРОНЕНКО Н.В. Слияние протопластов гриба *Aureobasidium pullulans* (d By.) Arnaud. - Микол. и фитопатол., 1984, т. 18, в. 1, с. 14-15.

МИХАЙЛОВА Л.А., ВАСИЛЬЕВ С.В. Ареалы популяций листовой ржавчины пшеницы. - Микол. и фитопатол., 1985, т. 19, в. 2, с. 158-163.

ПОРТЕНКО Л.Г., КАСЬЯНЕНКО А.Г. Необычный вариант *Verticillium dahliae* Kleb., выделяющий пигмент. - Докл. АН Тадж. ССР, 1972, т. 15, № 11, с. 56-59.

САФИЯЗОВ Ж., РОДИМЦЕВ А.И., ШААБДУРАХМАНОВА Г. Цитология возбудителя вертициллезного вилта хлопчатника. - Микол. и фитопатол., 1972, т. 6, в. 2, с. 127-130.

СТЭКМЕН Э., ХАРРАР Дж. Основы патологии растений. М., 1959.

ТЕПЛАКОВА Т.В., СУХОРУКОВ А.А., МАЦКЕВИЧ Н.В. Ультраструктура нематофаговых хищных грибов. - Сибирский вестник сельскохозяйств. науки. Новосибирск, 1977, № 2, с. 49-55.

ЮСИМ Р.С. К изучению естественной изменчивости *Penicillium chrysogenum* штамм 194. - Антибиотики, 1968, т. 13, № 4, с. 303-309.

ЮСИМ Р.С., МАЦКЕВИЧ Н.В. Естественная изменчивость *Penicillium chrysogenum* штамма 194. - Антибиотики, 1966, № 12, с. 1070-1076.

ЯЦЕВСКИЙ А.А. К вопросу видообразования у грибов. - Матер. по микологии и фитопатологии, 1927, т. 6, № 1.

HANSEN, H.N. The dual phenomenon in imperfect fungi. - Mycologia, 1938, v. 30, N 4, p. 442-445.

HANSEN, H.N., SMITH, R.E. The mechanism of variation in imperfect fungi: *Botrytis cinerea*. - Phytopathology, 1932, v. 22, N 9, p. 953-964.

HASTIE, A.C. Phialide analysis of mitotic recombination in *Verticillium*. - Molec. Gen. Genet., 1968, v. 102, N 3, p. 232-240.

HOOKE, A.L. Cultural variability in *Septoria avenae* through successive singlemacrospore transfers. - Phytopathology, 1957, v. 47, N 8, p. 460-468.

MANSOUR, J.M., SA-

BET, K.A. Cultural and pathogenic variation in *Cephalosporium maydis*. - Agric. Res. Rev., 1971, v. 49, N 3, p. 47-65. PARK, D. Inorganic nitrogen nutrition and yeast-mycelial dimorphism in *Aureobasidium pullulans*. - Trans. Br. Mycol. Soc., 1982, v. 78, N 3 p. 385-388. PARK, D. Amino acid nutrition and yeast-mycelial dimorphism in *Aureobasidium pullulans*. - Trans. Br. Mycol. Soc., 1982a, v. 79, N 1, p. 170-172. PARMETER, J.R., SNYDER, W.C., REICHLE, R.E. Heterokaryosis and variability in plant-pathogenic fungi. - Ann. Rev. Phytopathol., 1963, v. 1, p. 51-76. SMITH, J.E., BERRY, D.R. Biochemistry of fungal development. London; New York, 1976.

INTRASPECIFIC POLYMORPHISM OF DEUTEROMYCETES  
IN PURE CULTURE

The peculiarities of phenotypic expression of intraspecific variation of Deuteromycetes and anamorphs of yeasts was studied by the authors using artificial media in pure culture. The mycelial-yeast dimorphism is associated with the correspondence of morphological, karyological, ultrastructural and physiological characteristics. However, such a correspondence is observed at the level of biotypes (pure strains) only but not when heterogeneous populations are compared.

Physiological activity (biosynthesis, virulence, biomass production, ability to predation, etc.) is correlated with the type of asexual sporiferous structure in the Deuteromycetes studied.

It is supposed that heterokaryosis and segregation of heterokaryons as well as parasexual reproduction form the genetic base of mycelial-yeast dimorphism.

Н. В. МИРОНЕНКО (ВИЗР, Ленинград-Пушкин) и С. А. БУЛАТ (ЛИЯФ АН СССР, Гатчина)

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА СЛИЯНИЯ ПРОТОПЛАСТОВ В ТАКСОНОМИИ ДЕЙТЕРОМИЦЕТОВ

Наиболее известным, ставшим классическим можно считать следующее определение вида: "Виды - группы скрещивающихся естественных популяций репродуктивно изолированные от других таких групп" (Майр, 1974, с. 24). Следовательно, в качестве видового критерия предлагается репродуктивная изоляция, т.е. невозможность образования гибридов или их стерильность. Нетрудно заметить, что приведенное определение охватывает лишь организмы с половым размножением. Что же касается многочисленных агамных форм, к которым принадлежит значительная часть грибов (Жизнь растений, 1976), то выходит, что они не имеют видовой организации (Грант, 1980, с. 181). Однако, из практики хорошо известно, что бесполое организмы характеризуются определенным постоянством генотипа и фенотипа, что позволяет их не только идентифицировать, но и выделять в таксоны.

Для придания законности видовым таксонам анаморф необходимо расширить известный критерий видовой принадлежности. Под видом можно понимать группу популяций, не только репродуктивно изолированную от других групп, но и способную сохранять и воспроизводить себя как определенное уникальное постоянство, или по А.Л.Тахтаджяну (1984, с. 8): "... систему клонов или популяций, объединенную общими признаками ...и достаточно четко отделенную от близких видов как совокупностью своих признаков, так и различными изолирующими барьерами." Тогда практически любая форма жизни может быть выделена в вид.

Если предположить, что видовые различия могут проявляться уже на клеточном уровне, то из совокупности процессов, важных с точки зрения сохранения и воспроизведения клеткой себя, можно выделить два наиболее видоспецифичных: а) контроль клеточного деления и морфогенеза и б) рекомбинацию генетического материала. Оба этих процесса, вместе взятые, отражают особенности организации и функционирования генома клетки и, на наш взгляд, могут быть использо-

ваны в качестве видового критерия для тех форм, которые не имеют полового процесса. Для применения этого критерия в таксономии дейтеромицетов необходимо искусственно сконструировать гибрид между сравниваемыми изолятами и два гибрида между клонами самих изолятов и затем провести сравнение полученных гибридов в плане морфологии и особенностей клеточного деления, морфогенеза и рекомбинации. Понятно, что в случае полного сходства гибридов сравниваемые изоляты можно отнести к одному виду.

В последние годы эффективным способом получения гибридов между нескрещивающимися агамными формами грибов стало слияние протопластированных культур с последующим отбором (Reberdy, 1979). На основе этого метода схема "таксономического" эксперимента для грибов может быть представлена следующим образом. Получают три продукта слияния протопластов (ПСП): гибридный ПСП между изолятами (ГПСП) и два внутриштаммовых родительских ПСП (РПСП). Затем полученные гибриды сравнивают по фенотипу макроколоний и особенностям митотической рекомбинации. Особое внимание уделяют именно митотической рекомбинации в диплоидах, которая может дать информацию о числе групп сцепления и расположения маркеров. Необходимость получения РПСП диктуется тем, что они, имея увеличенную плоидность, могут отличаться по тем или иным признакам, в частности митотической рекомбинации, от исходных родительских штаммов.

В нескольких известных нам работах по использованию метода слияния протопластов были сделаны попытки оценить родство изолятов. В основу критерия сходства были положены закономерности классического парасексуального процесса, описанного Понтекорво (Pontecorvo, 1956). Тем самым был использован рекомбинационный критерий, фактически сходный с предложенным нами. Так, при слиянии протопластов изолятов двух аспергиллов (*Aspergillus nidulans* (Eidam) Winter и *A. fumigatus* Fres.) были получены ГПСП, отличающиеся от РПСП неправильной формой колоний, медленным ростом и деформацией гиф. Кроме того, ГПСП теряли отдельные хромосомы и становились анеуплоидами (Ferenczy et al., 1977). Хотя в данной работе не был проведен генетический анализ РПСП, тем не менее известно, что внутриштаммовые ПСП *A. nidulans* являются гетерокарионами с правильным парасексуальным циклом (Dales, Croft, 1979). Сходные результаты были получены и при изучении ГПСП изолятов *Penicillium roquefor-*

tii и *P. chrysogenum* Thom, которые также отличались по морфологии от РПСР и претерпевали нарушенный парасексуальный процесс (Anne et al., 1976). Приведенные данные могут указывать на различную видовую принадлежность исследованных изолятов. Макроколонии ГПСР двух изолятов *A. nidulans* и *A. rugulosus* хотя по морфологии напоминали РПСР одного родителя, все же по особенностям митотической рекомбинации в диплоидах отличались от РПСР (Kevei, Peberdy, 1979; Bradshaw et al., 1983). На основании этого авторы сделали вывод о различной видовой принадлежности использованных изолятов.

Известны также работы, в которых степень родства изолятов пытались оценивать по частоте образования ГПСР. В частности, по отсутствию ГПСР в скрещиваниях делали предположение о неродстве сравниваемых изолятов (Kevei, Peberdy, 1984; Johannsen et al., 1984). Однако, по нашему мнению, факт отсутствия ГПСР при слиянии протопластов нельзя использовать при анализе видовых взаимоотношений, ибо отсутствие ГПСР может быть вызвано различными причинами, как имеющими, так и не имеющими прямого отношения к видовым различиям. В числе таких причин могут быть и неадекватные условия опыта по слиянию протопластов.

Большинство работ по слиянию протопластов проведено на грибах-аскомицетах. Из дейтеромицетов получение ГПСР описано для родов *Verticillium* (Tyras, 1983), *Candida* (Poulter, Hanrahan, 1983), *Trichoderma* (Toyama et al., 1984) и *Aureobasidium* (Мироненко, 1985).

Полученные при слиянии протопластов двух изолятов вертициллов ГПСР (*V. albo-atrum* x *V. dahliae*) отличались по морфологии и скорости роста от макроколоний РПСР. Кроме того, частота гаплоидизации в ГПСР была гораздо ниже, чем в РПСР (Tyras, 1983). Однако, при анализе митотической рекомбинации в диплоидах не было обнаружено различий между ГПСР и РПСР, возможно, из-за малого числа используемых маркеров. На основании приведенных данных было высказано предположение о различной видовой принадлежности сравниваемых изолятов, что согласуется и с нашей точкой зрения на отмеченные различия.

На принадлежность двух изолятов к одному биологическому виду может указывать и сходство генетических карт групп сцепления.

Такое сравнение было проведено в работе с различными изолятами анаморфных дрожжей рода *Candida*. Для 7 изолятов было найдено, что ГПСР по морфологии не отличались от РПСР и показывали одинаковую локализацию трех центромерсцепленных маркеров. На основании этого кажется вероятным, что отмеченные изоляты действительно относятся к одному виду *C. albicans* (Robin) Berkhout (Poulter, Hanrahan, 1983). Кроме того ГПСР между *C. albicans* и *C. stellatoidea* (van der Walt) не отличались по поведению от РПСР *C. albicans* (Poulter, Hanrahan, 1983). Приведенные данные, которые можно интерпретировать как сходство в процессах морфогенеза и митотической рекомбинации, позволяют сделать вывод, что *C. albicans* и *C. stellatoidea* также относятся к одному биологическому виду.

В нашей работе, посвященной получению и анализу ГПСР различных изолятов несовершенного гриба *Aureobasidium pullulans* (de Bary) Arnaud, для которого неизвестен также и парасексуальный процесс, было показано, что ГПСР между изолятами, выделенными из больных растений льна, по морфологии макроколоний и особенностям митотической рекомбинации не отличались от РПСР (Мироненко, 1985). На основании этого отмеченные изоляты были отнесены к одному виду. Что касается изолятов, выделенных с полимерных материалов, то их видовое отношение с изученными изолятами осталось невыясненным, т. к. между ними не удалось получить ГПСР.

Таким образом, рассмотренные литературные и собственные данные по таксономии дейтеромицетов с использованием метода слияния протопластов не противоречат предложенному критерию вида для анаморфных форм. Тем самым этот критерий после дополнительной проверки может быть использован в таксономических исследованиях.

## ЛИТЕРАТУРА

- ГРАНТ В. Эволюция организмов. М., 1980. ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ. Т. 2. Грибы / Ред. М.В.Горленко, М., 1976. МАЙР Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. МИРОНЕНКО Н.В. Генетическое изучение продуктов слияния протопластов гриба *Aureobasidium pullulans*. - Генетика, 1985, т. 21, № 6, с. 919-925. ТАХТАДЖЯН А.Л. Предисловие редактора перевода. - В кн.: В. Грант. Видообразование у растений. М., 1984. ANNE, J., EYSEN, H., De SOMER, P. Somatic hybridization of *Penicillium roquefortii* with *P. chrysogenum* after protoplast fusion. - Nature, 1976, v. 262, p. 719-721. BRADSHAW, R.E., LEE, K., PEBERDY, J.F. Aspects of genetic interaction in hybrids of *Aspergillus nidulans* and *Aspergillus rugulosus* obtained by

protoplast fusion. - J. Gen. Microbiol., 1983, v. 129, p. 3525-3533. DALES, R.B.G., CROFT, J.H. Protoplast fusion and the genetical analysis of vegetative incompatibility in *Aspergillus nidulans*. - In: Advances in protoplast research. Oxford, 1980, p. 73-84. FERENCZY, L., SZEGEDI, M., KEVEI, F. Interspecific protoplast fusion and complementation in *Aspergilli*. - Experientia (Basel), 1977, v. 33/2, p. 184-186. JOHANNSEN, E., HALLAND, L., OPPERMAN, A. Protoplast fusion within the genus *Kluyveromyces* van der Walt emend. van der Walt. - Canad. J. Microbiol., 1984, v. 30, p. 540-552. KEVEI, F., PEBERDY, J.F. Induced segregation in interspecific hybrids of *Aspergillus nidulans* and *Aspergillus rugulosus* obtained by protoplast fusion. - Mol. Gen. Genet., 1979, v. 170, p. 213-218. KEVEI, F., PEBERDY, J.F. Further studies on protoplast fusion and interspecific hybridization within the *Aspergillus nidulans* group. - J. Gen. Microbiol., 1984, v. 130, p. 2229-2236. PEBERDY, J.F. Fungal protoplasts; isolation, reversion, and fusion. - Annual Rev. Microbiol., 1979, v. 33, p. 21-39. PONTECORVO, G. The parasexual cycle in fungi. - Annual Rev. Microbiol., 1956, v. 10, p. 393-400. POULTER, R., HANRAHAN, V. Conservation of genetic linkage in nonisogenic isolates of *Candida albicans*. - J. Bacteriol., 1983, v. 156, p. 498-506. TOYAMA, H., YAMAGUCHI, K., SHINMYO, A., OKADA, H. Protoplast fusion of *Trichoderma reesei*, using immature conidia. - Appl. Environ. Microbiol., 1984, v. 47, p. 363-368. TYPAS, M.A. Heterokaryon incompatibility and interspecific hybridization between *Verticillium dahliae* following protoplast fusion and microinjection. - J. Gen. Microbiol., 1983, v. 129, p. 3043-3056.



THE PROTOPLAST FUSION METHOD AND ITS USE FOR TAXONOMY  
OF DEUTEROMYCETES

An extended definition of species fitting for all organisms regardless of their reproduction patterns is put forward by the authors. As a result, the concepts of biological species and of taxonomic species are put into accordance. A species is defined as a group of populations capable to support itself and reproduce as a definite unique invariant which is reproductively isolated from other groups. Two processes constitute the basis for the species criterion: control of cell division and morphogenesis, and genetic recombination.

With this criterion we have devised a "taxonomic" experiment for anamorphs based on the protoplast fusion technique. Three protoplast fusion products (PFP) will be produced experimentally: a hybrid PFP (HPFP), i. e. between different isolates, and two parental ones (PPFP), i. e. intrastrain fusion products. Two by two comparison of the phenotype of macrocolonies, and of the mitotic recombination pattern is then made. Special attention is given to homologous mitotic recombination connected with the linkage data. Phenotypic and chromosome genetic similarity maps for PPFP's and HPFP might suggest that the isolates are from the same biological (and taxonomic) species.

Literature and the author's original data are presented to demonstrate the usefulness of the protoplast fusion technique for the taxonomy of Deuteromycetes.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ВИДОВ ДРОЖЖЕЙ

Современная генетика продемонстрировала универсальность естественного генетического обмена для близкородственных организмов всех уровней организации, начиная от вирусов. В основе эволюции любых организмов, очевидно, лежит генетическая рекомбинация. Именно рекомбинация приводит к общности генофондов родственных организмов, к созданию новых комбинаций генов - генотипов. Наконец, рекомбинация поддерживает организацию генетического материала, контролируя внутригенные и межгенные перестройки хромосом. Способность к рекомбинации может служить мерой родства организмов. Использование такого подхода привело зоологов-таксономистов к биологической концепции вида, согласно которой вид есть популяция свободно скрещивающихся организмов, репродуктивно изолированных от других видов. Такое понятие вида не только отражает реально существующий таксон, но и позволяет устанавливать его экспериментально.

В настоящее время биологическая концепция вида усиленно разрабатывается генетиками и молекулярными биологами на дрожжевых организмах (Наумов, 1980; Phaff, 1981; Kurtzman, Phaff, Meyer, 1983).

### *Систематика геномов*

Сравнительное изучение геномов методом реассоциации ДНК показало, что генофонд дрожжей дискретен - представлен организмами, имеющими 80-100% или 0-30% гомологии ДНК. Различия до 30%, вероятно, могут не приниматься во внимание, так как отражают разрешающую способность используемых методов. Специального тщательного изучения заслуживают редкие случаи "промежуточной" гомологии ДНК: 60-70%. Таксономисты дрожжей молекулярного толка считают, что высокий % гомологии ДНК свидетельствует об общем пуле генов у соответствующих штаммов и их принадлежности к одному виду. Результаты происходящей, фактически, тотальной проверки гомологии ДНК всех таксономических видов дрожжей и, прежде всего, индустриально и медицински значимых убеждают, что дискретность генофондов является

общим правилом для всех дрожжевых организмов аскомицетного и базидиомицетного аффинитета.

Для генетиков данные о высокой гомологии ДНК штаммов свидетельствуют в пользу близости генотипов, но не могут доказывать тождество видов. Низкая гомология ДНК должна приводить к репродуктивной изоляции соответствующих видов, но аналогичное явление может происходить и при высокой гомологии ДНК в результате взаимодействия не всей ДНК, а только отдельных генов. Тем не менее, следует признать, что классификация видов на основе гомологии ДНК более точна, чем построенная на фенотипических признаках. Правомерность использования гомологии ДНК для разграничения биологических видов дрожжей требует специальной проверки генетическими методами. К сожалению, генетические эксперименты, проведенные с таксонами, у которых изучена ДНК, были проведены, как мы указывали (Наумов, 1980), не корректно.

#### *Систематика генотипов*

Вопрос о возможности использования способности к скрещиванию и оценки выживаемости продуктов мейоза - аскоспор - гибридов для разграничения видов дрожжей, на примере сахаромицетов, был поставлен еще О.Винге и О.Лаустсеном (Winge, Laustsen, 1939). Основанием послужили отмеченные случаи понижения выживаемости аскоспор у гибридов штаммов различного происхождения. В качестве контроля предлагалось изучение жизнеспособности аскоспор родительских штаммов. Однако, как показали многочисленные исследования, природные и производственные штаммы часто обладают пониженной выживаемостью аскоспор, которая определяется многими генетическими факторами. В этом случае родительские споры генетически разнокачественны и их суммарная выборка не может характеризовать споры, взятые в скрещивание.

Для объективной оценки родства мы впервые предложили (Наумов, 1979; Наумов, Кондратьева и др., 1983) привлечение не исходных природных или производственных штаммов, а специально полученных от них инбредных линий, характеризующихся высокой выживаемостью спор. По фертильности гибриды необходимо сравнивать с инбредными родительскими линиями. Для получения высокофертильных родительских культур у гомоталличных дрожжей достаточно провести последо-

вательные клонирования от одной споры; у гетероталличных необходимы внутритетрадные скрещивания. С помощью таких операции удаётся элиминировать факторы летальности и тем самым повысить выживаемость аскоспор.

Вторым нововведением в систематику генотипов является использование рекомбинации контрольных ауксотрофных маркеров, которая позволяет действительно судить о возможности обмена генетическим материалом (Наумов, Вустин, Наумова, 1981; Вустин, Наумов, 1984).

Генетические доказательства реальности биологических видов дрожжей получены при изучении нескольких родов: *Saccharomyces* Meyen, *Williopsis* Zender, *Zygowilliopsis* Kudriavzev, *Arthroascus* v. Arx.

Дрожжи *Saccharomyces*. Методами генетики мы изучили родство 14 таксономических видов сахаромикетов (Наумов, 1979; Наумов, Кондратьева и др., 1983), о родстве еще трех видов судили по литературным данным. Анализ выживаемости аскоспор полученных гибридов убедительно продемонстрировал родство всех изученных сахаромикетов. Жизнеспособность спор колебалась в пределах 44-100%. Резких различий этого показателя у "межвидовых" и межштаммовых гибридов, а также инбредных родительских линий не было. На значительную часть (84%) гибридов приходилась выживаемость от 70 до 100%. Так как уменьшение жизнеспособности спор не происходило в определенных "межвидовых" комбинациях, то с уверенностью можно сказать, что фертильность определяется штаммовыми особенностями. Экспериментальные данные свидетельствуют о достаточно высокой выживаемости аскоспор - полового потомства гибридов, поэтому изученные сахаромикеты (*Saccharomyces acetі* Santa Maria, *S. bayanus* Sacc., *S. capensis* v. d. Walt et Tscheuschner, *S. chevalieri* Guillierm., *S. cordubensis* Santa Maria, *S. diastaticus* Andrews et Gilliland, *S. gaditensis* Santa Maria, *S. globosus* Osterwalder, *S. hienipiensis* Santa Maria, *S. italicus* Castelli, *S. norbensis* Santa Maria, *S. oleaginosus* Santa Maria, *S. prostoserdovii* Kudriavzev, *S. uvarum* Beijerinck) мы отнесли к одному биологическому виду *S. cerevisiae* Meyen. Вид *S. cerevisiae* объединяет штаммы, имеющие общий генофонд. Это подтверждается рекомбинацией большого количества биохимических и физиологических маркеров в так называемых "межвидовых" скрещиваниях (Наумов, Кондратьева и др., 1983).

Согласно краткому сообщению (Vaughan-Martini, Kurtzman, 1984), изучена гомология ДНК 29 штаммов (представляющих 24 таксономических вида рода *Saccharomyces* s. str.) с типовыми культурами *S. cerevisiae* и *S. bayanus*. Результаты продемонстрировали две различные группы близкородственных видов:

Группа А: *S. cerevisiae*, *S. aceti*, *S. beticus* Marcilla, *S. capensis*, *S. chevalieri*, *S. cordubensis*, *S. coreanus* Saito, *S. diastaticus*, *S. gaditensis*, *S. hienipiensis*, *S. hispalensis* Santa Maria, *S. italicus*, *S. norbensis*, *S. oleaceus* Santa Maria, *S. oleaginosus*, *S. prostoserdovii*.

Группа Б: *S. bayanus*, *S. abulensis* Santa Maria, *S. globosus*, *S. heterogenicus* Osterwalder, *S. inusitatus* v. d. Walt, *S. uvarum*.

На наш взгляд нет принципиальных разногласий между данными генетического и молекулярно-биологического изучения геномов сахаромикетов. Мы не изучали представителей группы Б: виды *S. bayanus*, *S. globosus*, *S. uvarum* в наших исследованиях были представлены не типовыми культурами, а дрожжи *S. abulensis*, *S. heterogenicus*, *S. inusitatus* вообще генетически остались не исследованными (Наумов, Кондратьева и др., 1983).

Методами генетики было обнаружено существование нового биологического вида *S. terrestris* (Jensen) Naumov, который представляет собой двойник *S. cerevisiae* (Наумов, 1979). При скрещивании этих двух видов гибриды легко образуются и могут претерпевать мейоз - аскоспорообразование, однако все 17 полученных межвидовых гибрида были стерильны.

Дрожжи Williopsis и Zygowilliopsis обладают многими общими свойствами и в одних определителях относятся к роду *Williopsis*, в других - *Hansenula* Syd. С помощью гибридизации и рекомбинации мы изучили родство дрожжей *H. saturnus* (Klöcker) H. et P. Sydow, *H. suaveolens* (Klöcker) Dekker, *H. beijerinckii* v. d. Walt, *H. mrakii* Wickerham, *H. californica* (Lodder) Wickerham, *H. dimennae* Wickerham (Наумов и др., 1980-1982, 1984, 1985). Первые четыре вида - диплонты, остальные - гаплонты. Материалом служили моноспоровые гомоталлические культуры, специально маркированные одиночными ауксотрофными мутациями. Гибриды получали массовыми скрещиваниями прорастающих спор или гаплоидных клеток с комплементарны-

ми ауксотрофностями. Отобранные на селективной среде прототрофные культуры как у диплонтов, так и гаплонтов были диплоидными гибридами, а не рекомбинантами.

Наши данные позволяют установить четкие границы скрещиваемости видов: 1) возможно получение гибридов во всех внутривидовых или межвидовых скрещиваниях среди гаплонтов и среди диплонтов; 2) гаплонты не скрещиваются с диплонтами. Таким образом, полученные сведения позволяют разграничивать две группы скрещивающихся видов среди дрожжей с сатурновидными спорами. Одна группа представлена диплонтами, вторая – гаплонтами. Группы дифференцируются также условиями гибридизации.

Для обоснования выделения дрожжей с сатурновидными спорами из рода *Hansenula*, мы изучили их скрещиваемость с типовым видом рода – *H. anomala* (Hansen) H. et P. Sydow, имеющим шляповидные споры. Соответствующие гибриды не были получены.

Наши результаты доказали справедливость возобновления диплоидного рода *Williopsis* с типовым видом *W. saturnus* (Klöcker) Zender. Дрожжи-гаплонты с сатурновидными спорами мы отнесли к роду *Zygowilliopsis* с типовым видом *Z. californica* (Lodder) Kudriavzev. Различия дрожжей родов *Williopsis* и *Zygowilliopsis* касаются трех взаимосвязанных признаков: пloidности вегетативных клеток, прохождения полового процесса в разных условиях, нескрещиваемости.

Для установления видового состава родов *Williopsis* и *Zygowilliopsis* необходимо было сравнительное изучение геномов типовых видов *W. saturnus*, *Z. californica* и остальных видов, образующих сатурновидные споры.

Межвидовым и межштаммовым гибридам рода *Zygowilliopsis* (*Z. californica*, *H. dimennae*) и межштаммовым гибридам дрожжей *H. beijerinckii* свойственна низкая жизнеспособность аскоспор (20–25%) по сравнению с родителями и внутриштаммовыми гибридами (57–90%). Все межвидовые гибриды *W. saturnus* X *H. beijerinckii*, *W. saturnus* X *H. mrakii*, *H. beijerinckii* X *H. mrakii*, исходя из жизнеспособности спор (0–4%), можно классифицировать как стерильные. Между первым и вторым типами гибридов имеется также различие в поведении контрольных маркеров. Если у первых расщепление было в общем сходно с дигенным, то у вторых обнаружили крайне нерегулярное

расщепление: подавляющее число сегрегантов (95%) были прототрофными, моноауксотрофные сегреганты встречались редко (5%), рекомбинантные двойные ауксотрофы практически не были обнаружены. Прототрофность большинства моноспоровых культур свидетельствовала об отсутствии нормального мейотического деления - редукции хромосомного набора - у гибридов второго типа.

Принимая во внимание выявленную особенность гибридов первого типа - пониженную фертильность, можно констатировать наличие определенных генетических различий у их родителей. Однако выживаемость значительной части гибридного полового потомства и наличие генетической рекомбинации позволяют отнести каждую родительскую пару гибридов первого типа к одному виду. Согласно результатам мы предложили рассматривать скрещиваемые штаммы *Z. californica* и *H. dimennaе* как представителей одного и того же биологического вида *Z. californica*. Вид *H. beijerinckii* объединяет дрожжи с таким же уровнем дивергенции, как и вид *Z. californica*.

Подведем итоги изучения гибридов второго типа. Стерильность и отсутствие рекомбинации убедительно демонстрируют наличие видовых репродуктивных генетических механизмов изоляции у родительских штаммов: *W. saturnus*, *H. beijerinckii*, *H. mrakii*. С учетом сказанного мы образовали две новые комбинации: *W. beijerinckii*, *W. mrakii*.

Далее мы провели гибридологическое изучение ряда штаммов вида *W. saturnus*. Анализ межвидовых и межштаммовых гибридов позволил идентифицировать в пределах одного таксономического вида *W. saturnus* четыре биологических вида: *W. saturnus*, *W. subsufficiens* (Wickerham) Vustin et al., *W. suaveolens* (Klöcker) Naumov et al. и *Williopsis* sp.

Дрожжи *Arthroascus*. Во всех определителях этот род представлен одним видом *A. javanensis* (Klöcker) v. Arch. Однако еще в 1932 г. были описаны дрожжи *Endomyces schoenii* Nadson et Krasilnikov, сходные с *A. javanensis*. С помощью генетических методов мы выяснили таксономический статус *E. schoenii* (Наумов, Вустин, Бабьева, 1985). Обнаруженная возможность скрещивания *A. javanensis* и *E. schoenii* указала на принадлежность этих дрожжей к роду *Arthroascus*. Межвидовые гибриды отличались от внутриштаммовых и межштаммовых отсутствием ауксотрофных рекомбинантов, зна-

чительным преобладанием прототрофных сегрегантов и низкой жизнеспособностью спор (0-6%). Данные гибридологического анализа указывают на наличие репродуктивных генетических механизмов изоляции у исследованных таксонов, что ставит их в ранг самостоятельных биологических видов: *A. javanensis* и *A. schoenii*.

Проведенное сравнительное изучение межвидовых и внутривидовых гибридов дало возможность установить определенную закономерность. Обнаружена корреляция между жизнеспособностью аскоспор и мейотической сегрегацией гетерозиготных ауксотрофных маркеров гибридов: стерильности всегда соответствует абсолютное преобладание прототрофных сегрегантов. Как показали наши исследования, при аскообразовании гибридов биологических видов нормальное редукционное деление отсутствует. Среди прототрофных мейотических сегрегантов гибридов встречаются культуры, гетерозиготные по контрольным ауксотрофным маркерам. В связи с обнаруженным необходимо отказаться от оценки генетического обмена между видами дрожжей на основе двойных прототрофных рекомбинантов. Для этих целей целесообразно использовать двойные ауксотрофные рекомбинанты.

Таким образом, выживаемость аскоспор и расщепление контрольных маркеров позволяют оценивать генетический обмен, а, следовательно, родство и таксономическое положение дрожжей.

#### ЛИТЕРАТУРА

ВУСТИН М.М., НАУМОВ Г.И. Аномальный мейоз у гибридов биологических видов дрожжей рода *Williopsis*. - Биол. науки, 1984, № 7, с. 88-91. ВУСТИН М.М., НАУМОВ Г.И., БАБЬЕВА И.П., НАУМОВА Т.И. Геносистематика дрожжей *Williopsis saturnus*: новые биологические виды. - ДАН СССР, 1982, т. 267, № 6, с. 1481-1484. НАУМОВ Г.И. Генетические основы классификации дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Изучение скрещиваемости. - Ж. Общ. биол., 1979, т. 40, № 2, с. 282-289. НАУМОВ Г.И. Биологический вид *Saccharomyces terrestris*. - ДАН СССР, 1979, т. 249, № 5, с. 1228-1230. НАУМОВ Г.И. Дивергенция и классификация видов дрожжей. - Микол. и фитопатол., 1980, т. 14, № 2, с. 187-190. НАУМОВ Г.И., ВУСТИН М.М., БАБЬЕВА И.П. Половая дивергенция дрожжевых родов *Williopsis Zender*, *Zygowilliopsis Kudriavzev* и *Hansenula H. et P. Sydow*. - ДАН СССР, 1980, т. 255, с. 468-471. НАУМОВ Г.И., ВУСТИН М.М., БАБЬЕВА И.П. Генетическая идентификация двух видов дрожжеподобных грибов в роде *Arthroascus von Arx*. - ДАН СССР, 1985, т. 281, № 6, с. 1463-1465. НАУМОВ Г.И., ВУСТИН М.М., БАБЬЕВА И.П., РЕШЕТОВА И.С. Дополнения к геносистематике дрожжей родов *Williopsis* и *Zygowilliopsis*. - Микробиология, 1985, т. 54, № 2, с. 239-244. НАУМОВ Г.И., ВУСТИН М.М., НАУМОВА Т.И. Гибридологическое изучение видов



дрожжи *Zygowilliosis californica*, *Williosis saturnus*, *W. beije-  
 rinckii* comb. nov., *W. mrakii* comb. nov. - ДАН СССР, 1981, т.  
 259, № 3, с. 718-722. НАУМОВ Г.И., КОНДРАТЬЕВА В.И., НАУМОВА  
 Т.И., ГУДКОВА Н.К. Генетические основы классификации дрожжей *Sac-  
 charomyces cerevisiae*. Изучение выживаемости аскоспор гибридов.  
 - Ж. общ. биол., 1983, т. 44, № 5, с. 648-660. KURTZMAN, C.P.,  
 PHAFF, H.J., MEYER, S.A. Nucleic acid relatedness among yeasts.  
 - In: Yeast Genetics. Fundamental and applied aspects. Stuttgart,  
 1983, p. 139-166. PHAFF, H.J. The species conception in yeast:  
 Physiologic, morphologic, genetic, and ecologic parameters. - In:  
 Current development in yeast research. Advances in biotechnology.  
 / Ed. Stewart G.G. et al. Toronto, 1981, p. 635-643. VAUGHAN-  
 MARTINI, A., KURTZMAN, C.P. A reconsideration of relationships  
 among species of the "sensu stricto" group I of the yeast genus  
*Saccharomyces* based upon nuclear DNA-DNA homologies. - Vith In-  
 ternational symposium in yeasts. Montpellier, France, 9-13 Juill.  
 1984, p. XIV-6-O. WINGE, O., LAUSTSEN, O. On 14 new yeast types,  
 produced by hybridization. - Compt.-Rend. Trav. Carlsberg Lab.,  
 Sér. Physiol., 1939, v. 22, N 21, p. 337-352.

## GENETIC PROBLEMS IN THE CLASSIFICATION OF YEAST SPECIES

The current genetics demonstrated the universality of natural gene exchange between related organisms at all organizational levels. Genetic recombination is obviously the basis of evolution of all organisms. Recombination leads to the common genofond of related organisms and creates new combinations of genes, i. e. new genotypes. Recombination also preserves the organization of genetic material by control of intragenic and intergenic chromosome aberrations. Recombination ability may be used as a measure of organisms' relationships.

The concept of biological species of yeast is elaborated by genetics and molecular biologists nowadays. The concept of "biological species" means not only the reality of existing taxa, but also allows to identify it experimentally.

The literature and experimental data of species divergence in yeasts have generalized in this paper. According to comparative study of genomes using genetic methods and biochemical analyses, the yeasts' genofond is discrete. Different biological species are reproductively isolated by sterility of hybrids, have low percentage of DNA homology and only anomal interspecific genetic recombinations.

The taxonomists using molecular methods in yeast classification consider that high percentage of DNA homology shows the common gene pool of related strains and their conspecificity.

The taxonomy of yeast genotypes is based on mating ability and viability of meiotic products of hybrids (ascospores). For objective estimation of species relationships we proposed to use special inbred strains with high spore viability obtained from natural or industrial yeasts, and not the initial strains. The hybrid fertility must be compared with the fertility of inbred parent strains. Another innovation is the recombination of controlling markers.

Genetic evidence of the reality of biological species was obtained by studies in several yeast genera: *Saccharomyces*, *Willi-*

opsis, Zygowilliopsis, Arthroascus.

The comparative studies of intraspecific and interspecific hybrids of Williopsis, Zygowilliopsis and Arthroascus enables us to ascertain several regularities. Correlation between viability of ascospores and meiotic segregation of heterozygous auxotrophic hybrid markers was detected. Sterility is always accompanied with absolute predomination of prototrophic segregants. Normal meiosis is absent in ascogenesis of hybrids of biological species. Our data indicate that the use of *double prototrophic* recombinants for estimation of gene exchange between yeast species is incorrect. The application of *double auxotrophic* recombinants is expedient for this purpose.

Thus, the viability of ascospores and segregation of controlling markers allow to evaluate the gene exchange, and consequently the relationship and taxonomic status of yeasts.

КРИТЕРИИ РОДА И ВИДА В СИСТЕМАТИКЕ МИКСОМИЦЕТОВ  
(МУХОМУСЕТЕС)

В настоящее время можно выделить несколько тенденций в систематике миксомицетов на видовом и родовом уровне. Одно из основных направлений - углубленный анализ внутривидовой изменчивости, изучение генетики популяций, поиск "биологических" видов как репродуктивно изолированных множеств генов. Второе направление - выделение видов и внутривидовых категорий на основании фенетического сходства (Martin, Alexopoulos, 1969; Farr, 1976). Здесь на передний план выдвигаются традиционные задачи: поиск критериев разделения видов и их анализ. Это положение в значительной мере будет сохраняться и в дальнейшем, так как критерии репродуктивной изоляции вряд ли смогут быть широко использованы в практической систематике не только из-за технических сложностей, но и из-за уязвимости с теоретической точки зрения. Что касается объединения видов в род, то здесь, как и на видовом уровне, используется критерий сходства, а критерий родства практически не учитывается.

Размещение родов в системе наталкивается на методологическую трудность, связанную прежде всего с попытками связать систему, построенную на основании фенетического сходства, с филогенетическими построениями, которые чаще всего носят спекулятивный характер. Следует признать, что при описании новых видов, а также при ревизии родов имеется целый ряд методических недостатков: неточность описаний, излишний объем диагнозов, недостаточное внимание к габитуальным и архитектоническим отличиям, малая изученность "таксономического веса" признаков и т.д. Эти сложности имеют как субъективный так и объективный характер.

Миксомицеты, обладая сложным циклом развития, подвержены на некоторых "критических" стадиях воздействию различных факторов окружающей среды, что приводит к возникновению морфологических модификаций. Некритическая оценка признаков влечет за собой описание новых таксонов-синонимов уже существующих.

Попытаемся провести сравнительный анализ таксономических при-

наков и наметить проблемы, разрешение которых позволит приблизиться к построению естественной системы, т.е. системы основанной на принципе максимального сходства объединенных в высший таксон низших таксонов.

*Плазмодий*. Известно четыре типа плазмодия, различающихся как по морфологии так и по некоторым физиологическим характеристикам: протоплазмодий, афаноплазмодий, фанероплазмодий, плазмодий типа "трихиалес" (Alexopoulos, 1960; McManus, 1965). Роль некоторых признаков плазмодия, например окраски, на видовом или родовом уровне неясна. Высказывается предположение о роли пигментов как фоторецепторов и об их участии в процессе спорообразования (Madelin, 1984).

Окраска варьирует в зависимости от кислотности и типа субстрата и возраста плазмодия. В последнее время появились сведения о достаточной стабильности этого признака в стандартных условиях культуры (Collins, 1979). В Ленинградской области очень часто встречается миксомицет *Fuligo septica* Wigg., причем окраска плазмодия варьирует от белой до желтой. Интересно, что желтые плазмодии найдены в основном на гнилой древесине осины и из них образуются спорофоры желтой окраски. Подобные спорофоры присущи *F. septica* var. *rufa*. В данном случае возникает вопрос, не является ли сочетание этих признаков достаточным условием для выделения этой разновидности в отдельный вид? В целом можно сказать, что признаки плазмодия мало используются на видовом и родовом уровнях из-за значительной вариабельности окраски плазмодия даже в пределах одного вида. Однако изучение указанной изменчивости с учетом других признаков может служить основой для исследования фенетики некоторых видов.

*Тип развития спорофора*. На основании наблюдений за развитием спорофоров в культуре роды *Clastoderma* Blytt и *Barbeyella* Meylan были переведены из порядка *Stemonitales* в порядок *Echinosteliales*, так как развитие их спорофоров осуществляется по субгипоталлическому типу, а не эпигипоталлическому типу (McManus, 1961; Alexopoulos, 1969). Для использования этого признака необходимы наблюдения в культуре. Зная его, можно производить распределение видов по двум основным подклассам миксомицетов.

*Морфологический тип спорофора.* Спорофоры класса Mucosales отличаются большим морфологическим разнообразием. При переходе в генеративную фазу плазмодий превращается в спорофор одного из четырех типов: плазмодиокарп, эталий, псевдоэталий, спорангий. Обладая незначительной изменчивостью на уровне рода в пределах каждого порядка, тип спорофора может быть использован в сочетании с другими признаками в систематике на уровне рода или вида. В последнем случае особое внимание следует обращать на варьирование признака: встречаются виды с довольно стабильным сочетанием типов спорофоров в одной колонии.

*Форма спорофора.* Спорангии могут быть сидячими или на ножке, шаровидными, цилиндрическими, подушковидными, яйцевидными, дисковидными, многолопастными, сжатыми с боков, неправильной формы и т.д. В пределах каждой из перечисленных форм можно выделить множество отклонений. Однако варьирование все-таки имеет ограничения, видимо, связанные с типом спорофора, так как в пределах каждого типа может реализоваться только определенное сочетание форм. Это хорошо заметно на примере самого крупного по объему рода, как *Physarum* Pers. В пределах рода можно выделить следующие основные группы: 1) сидячие спорангии, которые сочетаются в одной колонии с плазмодиокарпом; 2) спорангии на ножке; 3) преимущественно плазмодиокарпы.

У других таксонов этот признак имеет гораздо меньшее разнообразие. Так, спорангии видов *Arcyria* Wigg., *Trichia* Haller, *Hemitrichia* Rost. варьируют от грушевидных и сферических до цилиндрических. Поэтому для них данный признак имеет меньшее значение как критерий видового ранга. Размеры, а также пропорции размеров всех указанных типов и форм спорофоров варьируют в широких пределах в зависимости от условий среды.

Форма спорофора может быть использована как критерий видового уровня, а в сочетании с другими признаками — для родов.

*Окраска спорофора.* Этот признак часто используется как диагностический, особенно на уровне вида. Учитывая сильную изменчивость признака, его можно использовать только совместно с другими признаками. Например, у широко распространенного в СССР *Physarum viride* (Bull.) Pers. окраска спорангии зависит от количества откладываемых крупинок извести. Окраска может быть оранжево-крас-

ной, желтой, зеленоватой или даже серой с металлическим оттенком. Эта гамма переходов может быть представлена у спорангиев одной колонии. В то же время у видов *Trichia* и *Oligonema* Rost. преобладает желтый цвет, у видов рода *Arcyria* - красный. Для семейства *Trichiaceae* цвет спорофора имеет только видовое значение, причем в пределах одного вида этот признак варьирует незначительно.

*Морфогенез, структура, окраска и форма ножки.* По современным представлениям морфогенез ножки у представителей *Stemonitomycetidae* и *Мухогастромусетиде* протекает различно (Ross, 1973). Если эта точка зрения верна, то морфогенез ножки - признак большого таксономического веса, и с его помощью возможно решить вопрос о месте в системе даже такого рода как *Diaschea* Fr. При эпигипоталлическом типе развития спорофора ножка - вырост гипоталлуса, а при субгипоталлическом типе она формируется из тех же участков протоплазмы плазмодия, что и перидий.

Структура ножки - хороший признак на уровне рода. Например, у видов *Comatricha* Preuss она заполнена фибриллярным материалом, у *Macbrideola* H. C. Gilbert она - полая, а у *Stemonitis* Roth - полая или заполнена аморфным материалом. В порядке *Trichiales* этот признак может иметь значение на видовом уровне.

Окраска ножки - хороший видовой, иногда родовой признак. Форма, а также отсутствие ножки - диагностический признак на уровне рода и вида, хотя из-за вариабельности к ним надо относиться с осторожностью. Например, у *Trichia varia* (Pers.) Pers. имеется вся гамма переходов от спорангиев с хорошо развитой ножкой до сидячих.

*Растрескивание спорофора при созревании.* Наиболее простой способ раскрытия спорофора выражается в неупорядоченном растрескивании перидия. Более специализированный тип растрескивания - когда разрушается только апикальный конец спорофора, при этом растрескивание может осуществляться продольной щелью (*Licea biforis* Morg.), кольцевой щелью (*L. parasitica* (Zukal) Martin), кольцевой щелью с образованием крышечки (*Craterium minutum* (Leers.) Fr.). Наконец, у некоторых видов *Licea* Schrad. растрескивание осуществляется вдоль специализированных швов на перидии. Роды, у которых способ растрескивания перидия является одним из объединяющих признаков, отличаются гомогенностью своего состава (*Cribraria* Pers.,

*Dictydium* Schrad. в Cribrariaceae, *Dictydiaethalium* Rost. в Reticulariaceae, *Craterium* Trent. в Physaraceae и т.д.). Следовательно, этот признак может быть ключевым на уровне рода. В некоторых случаях, например для видов *Licea*, он может быть диагностическим на видовом уровне.

*Тип капиллиция.* Настоящий капиллиций образуется как система вакуолей различной формы и инвагинаций протоплазмы плазмодия в период превращения последнего в спорофор (Gray, Alexopoulos, 1968; Ellis et al., 1973; Gaither, 1974). У некоторых родов подкласса Stemonitomycetidae (*Comatricha*, *Stemonitis*) капиллиций формируется путем образования нитей, отходящих от ножки или колонки (Ross, 1973). Псевдокапиллиций встречается у большинства видов со спорофорами в виде эталий или псевдоэталий и, как правило, является остатком перидия боковых стенок редуцированных спорангиев. Так, псевдокапиллиций имеется у видов сем. Reticulariaceae (Liceales), а также у *Fuligo* Haller, *Mucilago* Micheli (Physarales).

Принято считать, что эволюция капиллиция и псевдокапиллиция шла в направлении интенсификации функции рассеивания спор путем усложнения структуры, т.е. а priori предполагается селективное значение этого признака (Ячевский, 1907; Martin, Alexopoulos, 1969). Однако, нам кажется, что этот вопрос может быть решен только после специальных исследований. Среди *Licea*, *Perichaena* Fr., *Echinostelium* d. Vu. и некоторых других родов имеются виды с редуцированным частично или полностью исчезнувшим капиллицием, причем несмотря на это споры прекрасно распространяются после созревания. В Stemonitomycetidae форма сети капиллиция, особенно его периферической части, может служить ключевым признаком на уровне рода для *Comatricha* и *Stemonitis* или видовым для большинства представителей родов *Lamproderma* Rost. и *Diachea*. Признаки ornamentации капиллиция особенно часто встречающиеся в сем. Trichiaceae, играют важную роль как критерии видового ранга.

*Включения солей в структурах спорофора.* Среди миксомицетов широко распространены механизмы выведения кальция в виде солей на стадии перехода плазмодия в спорофор. В частности, углекислый кальций откладывается в ножке спорангия, в капиллиции, в перидии или на нем у видов Physarales. По своей структуре известь может быть либо в форме аморфных гранул (*Physarum*, *Craterium* и другие



роды сем. Physaraceae), либо в виде кристаллов (Didymium) или даже в форме конгломератов кристаллов (Lepidoderma d. By.). Из других таксонов кальций найден в спорофорах некоторых видов Trichia, Calomyxa Nieuwl., Metatrachia Ing., в ножке спорангия у Diachea leucopodia (Bull.) Rost. и в перидии основания спорангия Leptoderma iridescens G. Lister (Stemonitales), а также в диктидиновых гранулах Cribraria и Dictydium (Liceales) (Schoknecht, 1975). У Perichaena кальций присутствует в форме оксалата, тогда как у представителей Physarales - в виде углекислого кальция и фосфата.

Отсутствие или наличие извести, ее распределение в спорофоре, а также тип известковых отложений позволяет судить о границах между родами, семействами, порядками. Цвет, количество и распределение извести могут сильно варьировать в пределах одного вида.

*Перидий*. Пленчатый, необызвествленный, прозрачный перидий встречается в пределах Licea и у большинства родов Trichiaceae, а также в некоторых родах Stemonitaceae. Систематическое значение в качестве родовых признаков имеют только отклонения от этого типа, причем наиболее существенны особенности структуры перидия в конце созревания, когда происходит растрескивание спорофора, а также отложение солей или диктидиновых гранул в перидии. Количество слоев также может быть сходным у родов, далеко отстоящих друг от друга. Двухслойный перидий встречается у родов Perichaena (Trichiales), Physarum и Diderma Pers. (Physarales). В данном случае это может быть результатом параллельной эволюции.

*Колонка (колумелла)*. Эта структура, как и ножка развилась из разных зачатков у представителей Stemonitomycetidae и Мухогастромусетиде. Строение и взаимоотношение колонки с системой капиллиция можно использовать как критерий на родовом и видовом уровне, особенно в сем. Stemonitaceae. В пределах Physarales колонка чаще всего встречается у Diderma, Didymium, Lepidoderma и является выростом основания спорангия. У некоторых видов Physarum имеется псевдоколонка (псевдоколумелла). Этот признак может сильно варьировать в пределах данного вида.

*Гипоталлус (подслой)* образуется в основании спорофора, в виде тонкой пленки или губчатой, роговидной или обызвествленной мембраны. Окраска гипоталлуса, а также его структура в некоторых родах - видовой признак.

*Форма, окраска и орнаментация спор.* У большинства миксомицетов споры сферические, реже яйцевидные, эллипсоидные, многогранные. Окраска споровой массы может значительно отличаться от окраски в проходящем свете и может служить видовым, реже родовым признаком. Споры бывают свободными или объединенными в комплексы; в последнем случае этот признак имеет высокое разрешение на уровне вида. Орнаментация спор с успехом может использоваться как видовой признак особенно в пределах порядка *Trichiales*, тогда как у представителей *Physarales* этот признак отличается незначительной изменчивостью.

В настоящее время система миксомицетов базируется в основном на морфологических структурных признаках. В системе имеются роды с явно искусственными границами, что связано с переоценкой значения отдельных структурных признаков. Недостаток некомплексного подхода оценки признаков можно проиллюстрировать на примере рода *Diaschea*, где субъективная оценка только одного признака (наличие извести в спорофоре) ведет к перемещению рода из одного подкласса в другой (Farr, 1976). В систематике миксомицетов важно использовать комплексы признаков. При этом каждый признак в отдельности может иметь разную ценность и постоянство на уровне рода и вида. Дополнительные сложности при построении системы связаны с господством одновременно двух подходов - стремлением обязательно оценить адаптивное значение признака, его селективное преимущество (селектогенез и телеогенез), и желанием привести систему в соответствие с филогенетической схемой. Например, на данном этапе наших знаний об эволюции, виды с недоразвитым капиллицием с одинаковым "успехом" можно поместить как в начало эволюционного ряда, так и в его конец. Ясно, что при таких перетасовках меняется вся структура системы. Мы считаем, что в ряде случаев выход может быть найден с помощью признаков, связанных с морфогенезом и архитектурой организма.

Очевидно следует обратить внимание и на поиск признаков других стадий жизненного цикла (миксамеб, зооспор, плазмодия, микроцист, макроцист), в частности структур двигательного аппарата зооспор.

В последнее время все большее внимание уделяется проблеме видообразования миксомицетов, в связи с чем шире стали применяться биохимические признаки, в частности, анализ изоферментов, пигмен-

тов и т.д. (Franke, Valek, 1968), а также изучение вариабельности отдельных признаков при культивировании в лабораторных условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

ЯЧЕВСКИЙ А.А. Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевики. М., 1907. ALEXOPOULOS, C.J. Gross morphology of the plasmodium and its possible significance in the relationships among Myxomycetes. - *Mycologia*, 1960, v. 52, N 1, p. 1-20. ALEXOPOULOS, C.A. The experimental approach to the taxonomy of the Myxomycetes. - *Mycologia*, 1969, v. 61, N 2, p. 219-239. COLLINS, N.R. Myxomycete biosystematics: some recent development and future research opportunities. - *Bot. Rev.*, 1979, v. 45, N 2, p. 145-201. ELIASSON, U. Recent advances in the taxonomy of Myxomycetes. - *Bot. Not.*, 1977, v. 130, N 4, p. 483-492. ELLIS, T.T., SCHEETZ, R.W., ALEXOPOULOS, C.J. Ultrastructural observations on capillitial types in the Trichiales (Myxomycetes). - *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 1973, v. 92, N 1, p. 65-79. FARR, M.L. Myxomycetes. Flora Neotropica, Monograph N 16. New York, 1976. FRANKE, R.G., BALEK, R.W. Taxonomic significance of isozyme patterns of some Myxomycetes, order Physarales, produced with starch gel electrophoresis. - *Mycologia*, 1968, v. 60, N 2, p. 331-339. GRAY, W.D., ALEXOPOULOS, C.J. Biology of Myxomycetes. New York, 1968. MADELIN, M.F. Myxomycete data of ecological significance. - *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1984, v. 83, N 1, p. 1-19. MARTIN, G.W., ALEXOPOULOS, C.J. The Myxomycetes. Iowa, 1969. McMANUS, S.M.A. Laboratory cultivation of *Clastoderma debaryanum*. - *Amer. J. Bot.*, 1961, v. 48, N 10, p. 884-888. McMANUS, S.M.A. Ultrastructure of myxomycete plasmodia of various types. - *Amer. J. Bot.*, 1965, v. 52, N 1, p. 15-25. NANNENGA-BREMEKAMP, N.E. De Nederlandse Myxomyceten. Zutphen, 1974. ROSS, I.K. The Stemonitomycetidae, a new subclass of Myxomycetes. - *Mycologia*, 1973, v. 65, N 2, p. 477-485. SCHOKNECHT, J.D. SEM and x-ray microanalysis of calcareous deposits in Myxomycete fructifications. - *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 1975, v. 94, N 2, p. 216-223.

## GENUS AND SPECIES CRITERIA IN THE TAXONOMY OF MYXOMYCETES

Taxonomic criteria and some important methodological problems of the classification of Myxomycetes are discussed in the article. The limits and systematic position of several genera in the system is doubtful and requires reevaluation (*Licea*, *Cribraria*, *Listerella*, *Dianema*, *Wilczekia*, *Squamuloderma*, *Diachea*).

Parallelism and convergence seem to have been widely met with in the evolution of Myxomycetes. For this reason it is important to use sets of characters in the taxonomy of this group. Each character when taken separately has different value and constancy in different taxa and may sometimes serve as a specific criterion and sometimes as a generic one.

The genera are defined on the basis of the mode of sporophore dehiscence, the number of layers in the peridium, the distribution of lime in the sporophore, the ornamentation and structure of capillitium, the presence of different inclusions. Some variable features may also have a generic range, such as the colour of the plasmodium, the type of the sporophore, etc.

The characters used for species delimitation are the form, size and colour of the sporophore, the ornamentation of spores and capillitium, the structure of the stalk, the form and size of the capillitium nodules, the colour and structure of peridium layers, the ratio of the stalk length to the total length of the sporangium and some other features.

Much attention has been given to the problem of speciation in Myxomycetes nowadays. In this connection biochemical features and morphological variation in culture have been studied. The author considers the existing system of Myxomycetes to be an artificial one. The attempts to associate morphological characters of the organism with their adaptive importance and to bring the system into accordance with phylogenetic outlines has come into conflict with facts.

A comparative study of morphogenesis in culture and the ontogeny of the species will help to overcome these difficulties.



БИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА У ГИМЕНОМИЦЕТОВ:

РОД ARMILLARIA

Гриб рода *Armillaria* был упомянут впервые, очевидно, в 1704 г. Дж.Реем, а спустя 25 лет П.А.Микели было дано его первое изображение (цит.по: Watling et al., 1982). Описанный в 1790 г. во "Flora Danica" М.Валем под названием *Agaricus melleus* и подтвержденный в 1821 г. диагнозом Э.Фриза, гриб был выделен последним из рода *Agaricus* в качестве "трибы" *Armillaria*. Объект, наносящий значительный урон народному хозяйству и упоминаемый большинством современных микологов как *Armillaria mellea* (Vahl : Fr.) Kummer, вот уже больше 160 лет служит источником значительных таксономических разногласий. Они явились следствием того, что достаточно ясный видовой диагноз Фриза был основан на работах, обрисовывающих неопределенный таксон гораздо более широкого ранга. Современная типификация, сделанная А.Романьези (Romagnesi, 1973), а также Р. Уотлингом и др. (Watling et al., 1982) потребовала от этих авторов больших усилий. В связи с выбором неотипа и наметившейся в последние годы тенденцией к описанию многочисленных новых видов, представление о чрезвычайном полиморфизме *A. mellea* уступает место представлению о видовом богатстве рода (ок. 30 морфологических видов). Диагнозы их часто противоречат друг другу.

Вопрос о выработке единых общепринятых видовых критериев актуален не только для рода *Armillaria*, но и для всех гименомицетов в целом. Современной наиболее объективной рабочей концепцией вида у телеоморфных грибов является его биологическая концепция, предлагающая рассматривать вид как группу интербредных природных популяций, репродуктивно изолированных от других таких групп. Естественным критерием разграничения подобных популяций служит скрещиваемость. Исследованиями последних лет на территории США и Западной Европы в составе *Armillaria* было обнаружено, соответственно, 10 и 5 интрафертильных групп, обладающих в то же самое время полной перекрестной стерильностью внутри каждого континента (Anderson, Ullrich, 1979; Guillaumin, Berthelay, 1981; Korhonen, 1978; Rish-

beth, 1982). В Советском Союзе выявлено по крайней мере 4 подобные группы (штаммы-тестеры европейских "видов" были любезно предоставлены в наше распоряжение К. Корхоненом). Основным методом, применяемым в идентификации групп интербредных природных популяций, является использование факторов половой несовместимости в качестве природных генетических маркеров. У наиболее типичных представителей пяти европейских групп, обозначаемых А, В, С, D, Е, обнаружены и морфологические отличия, позволившие присвоить им статус истинных видов. Так, А = *A. borealis* Marxmüller et Korhonen, В = *A. cerestipes* Vel., С = *A. obscura* (Pers. : Secr.) Herink (= *A. ostoyae* (Romagn.) Herink), D = *A. mellea* (Vahl : Fr.) Kummer, Е = *A. bulbosa* (Barla) Kile et Watling (Herink, 1973; Kile, Watling, 1983; Marxmüller, 1982; Romagnesi, 1973; Romagnesi, Marxmüller, 1983). В нашей стране представители видов А и В найдены на территории Московской обл. (Воскресенский, Одинцовский, Пушкинский р-ны), а представители вида Е - в Львовской обл. (Яворовский р-н) и Грузинской ССР (Ахметский р-н, южные склоны Б. Кавказа). Отметим, что в Одинцовском р-не Московской обл. *A. borealis* и *A. cerestipes* обитают вместе, плодонося в одно и то же время. Члены четвертой интерстерильной группы найдены в Краснодарском крае (Горячеключевский р-н, предгорные широколиственные леса З. Кавказа). Проведенные скрещивания позволили идентифицировать их, с некоторыми оговорками, с *A. mellea* s.str. в Австралии и на близлежащих островах описаны недавно 4 вида *Armillaria*: *A. luteobubalina* Watling et Kile, *A. fumosa* Kile et Watling, *A. hinnulla* Kile et Watling и *A. novae-zelandiae* (Stev.) Boesewinkel. Морфологические виды не подтверждены пока генетическими методами, однако доскональность их изучения заставляет нас их упомянуть.

Попытки соотнести биологический критерий вида с макро- и микроморфологическими, экологическими, биохимическими, географическими и другими отличиями нельзя назвать утешительными. Применение критерия макроморфологических особенностей строения плодовых тел в большинстве случаев оказывалось вторичным по отношению к генетическому членению рода. Так, достоверные отличия у европейских видов А и В были описаны, в основном, после подтверждения их интерстерильности; группа С имела два самостоятельных видовых названия (*A. obscura* и *A. ostoyae*), синонимика которых была подтверждена

только скрещиваниями (Marxmüller, 1982; Rishbeth, 1982), а представители интерстерильной группы Е с трудом отличимы от таковых из группы В. Обратное направление движения - от морфологии к подтверждению истинного видового статуса - оказалось гораздо более затруднительным. Так, в Западной Германии были найдены опять, соответствующие таксономическому виду *A. cerestipes*, описанному в Чехословакии. После проведенных скрещиваний указанные изоляты были отнесены к интерстерильной группе В, обнаруженной впервые в Скандинавии. Несмотря на принадлежность к одной и той же группе, облик плодовых тел имел некоторые отличия, побудившие Романьези и Х.Марксмюллер (Romagnesi, Marxmüller, 1983) выделить две формы: *A. cerestipes* f. *pseudobulbosa* и *A. cerestipes* f. *cerestipes*. Идентифицированные на американском континенте интерстерильные группы IV и X, независимо совместимые с европейским видом В (Anderson et al., 1980), не подтверждены пока морфологическими терминами; однако, не исключено, что результатом их описания явится "появление" еще двух новых форм *A. cerestipes*, отличающихся друг от друга больше, чем последний из указанных видов от *A. bulbosa*. Такая инверсия клина (отсутствие барьера стерильности в скрещиваниях изолятов из отдаленных географических районов при наличии его в местах обитания симпатрических популяций) не является уникальной для гименомицетов. Популяции, разделенные океаном, но сохранившие взаимную фертильность, не дивергировали до новых видов, в то время как между симпатрическими популяциями отбор шел на развитие репродуктивной изоляции. Последняя не всегда сопровождается морфологическими отличиями, что значительно усложняет дифференцировку видов у грибов. Известны случаи, когда мутация по одному лишь гену резко изменяла фенотип, не затрагивая способности к скрещиванию (Esser, Blaich, 1973). Кроме того, механизмы гетерогенной несовместимости, изолирующие популяции и способствующие возникновению новых видов, функционируют на уровне соматогамии, т. е. задолго до появления морфологических различий в деталях строения плодовых тел.

В качестве микроморфологических диагностических признаков видов у *Armillaria* были рассмотрены пряжки у основания базидий, структура поверхности и размеры базидиоспор. Постоянное отсутствие пряжек отмечено в субгимении *A. mellea*, а также австралийских



морфологических видов, за исключением *A. hinnulea*. Признак этот нельзя считать облигатным и таксономическое его значение, в свете последних исследований Корхонена (Korhonen, 1980), оказалось невысоким. Несмотря на обилие пряжек у основания базидий в природных плодовых телах *A. ostoyae*, в условиях искусственной культуры диплоидный мицелий продуцирует базидиомы с непряжечными базидиями. В случае *A. hinnulea* стабильного образования пряжек не наблюдали даже у природных изолятов (Kile, Watling, 1983). Орнаментация поверхности базидиоспор, исследованная с помощью сканирующего электронного микроскопа, не коррелировала с их принадлежностью к биологическим и морфологическим видам (Bennell et al., 1985; Florance, Shaw, 1984). На основании распределения волокнистого вещества в слоях стенки, все многообразие базидиоспор было распределено по двум категориям: гладкие и морщинистые, с двумя субкатегориями в каждой. Базидиоспоры североамериканских видов I и VIII были обнаружены во всех четырех группах. В австралийских сборах *A. nova-zelandiae* споры имели резко складчатую поверхность, новозеландские изоляты обладали гладкой оболочкой. Зная о существовании правила, согласно которому плохо отличающиеся по качественным признакам близкородственные виды (в пределах рода) разделяются на основании количественных характеристик (Райтвийр, 1973), мы предприняли попытку дифференциации обитающих в нашей стране опять по размерам и индексу формы (Q) спор. Достоверных различий в средней длине, ширине и значениях Q между четырьмя интерстерильными группами обнаружено не было. Внутривидовая вариабельность всех трех параметров в отдельных случаях значительно превышала межвидовую. (Данные получены на основании изучения споровых отпечатков 45 плодовых тел.)

Морфология вегетативного мицелия издавна служила подспорьем таксономии. Были сделаны многочисленные попытки сопоставить целый ряд чрезвычайно варьирующих культуральных признаков с видовой дискриминацией *Armillaria*. Французские ученые (Guillaumin et al., 1984) из всей совокупности признаков выделяют лишь форму и характер ветвления ризоморф. Границы применимости подобного критерия строго ограничены методом, в рамках которого он "работает". Данные К.Рыковского (Rukowski, 1985) наглядно подтверждают это положение: тип ветвления и степень развития ризоморф целиком за-

висели от качества и количества пищевой базы. Инокулируя различные субстраты изолятами *A. obscura*, автор наблюдал все вариации ризоморф, описанные у пяти европейских видов. Разделение клонов, а также видов на "лиственные" и "хвойные" не обосновано. Один и тот же изолят в течение жизни мог перезаражать нескольких хозяев, изменяя интенсивность и характер ветвления ризоморф. Высокая продукция последних коррелировала с высокой устойчивостью древесины к разрушению. Поскольку лиственные породы прочнее хвойных в этом отношении, ризоморф при их заражении (а также в почвах смешанных насаждений по сравнению с борами) образовывалось больше. Нельзя связывать с ризоморфами и признак патогенности. Известны случаи, когда высокопатогенные для сосен изоляты *A. obscura* были практически лишены этих структур (Guillaumin et al., 1984).

Специализацию биологических видов *Armillaria* трудно назвать четко выраженной. По мнению Ж. Гийомэна и др. (Guillaumin, Berthelay, 1981; Guillaumin et al., 1984), она носит не паразитический, а экологический характер. Даже высокоагрессивные *A. obscura* (по отношению к хвойным) и *A. mellea* (по отношению к фруктовым и широколиственным деревьям, а также виноградникам) в условиях искусственной культуры перезаражали несвойственный им круг хозяев, причем древесина лиственных пород (как живых, так и мертвых) во всех случаях оказывалась лучшим субстратом. По-видимому, некоторый уровень вертикальности в горизонтальных патосистемах все-таки существует (Zadoks, Leur, 1982). Вследствие неизученности генетической подоплеки этого феномена, авторы, для обозначения подобного рода явлений, предлагают термин *training*, т. е. говорят о "натренированности" клонов на определенный круг хозяев. Не исключено, что в природных условиях обитания адаптация видов к некоторым типам леса может быть обусловлена различными концентрациями водородных ионов в почве. Значения pH 7-9 стимулируют рост ризоморф *A. mellea* и *A. bulbosa*, но не *A. obscura* (Guillaumin et al., 1984).

Из методов хемосистематики наиболее эффективным оказалось электрофоретическое разделение белков. Вследствие полного отсутствия данных о генетическом контроле белковых спектров у грибов, их следует рассматривать как дополнительные фены, легко поддающиеся формализации и математической обработке. Известно две ра-

боты, посвященные дифференцировке видов *Armillaria* методом изоэлектрического фокусирования. Авторам одной из них (Morrison et al., 1984) с помощью факторного и дискриминантного анализа удалось разграничить четыре интерстерильные группы и обнаружить в одной из них внутривидовую изменчивость. Для *A. obscura* она совпала не с географическим разбросом изолятов, а с морфологической вариабельностью плодовых тел и, очевидно, со свойствами патогенности. А.Хюттерманн и др. произвели дискриминацию австралийских морфологических видов (Hüttermann et al., 1984).

Положение о широте ареала и космополитности *A. mellea* s. l., обитающей во всех частях света за исключением пустынь, высокогорных областей и тундры, постулированное свыше 20 лет назад Д.В.Сokolовым (1964), мы можем подтвердить конкретными описанными за это время видами рода. Так, *A. bulbosa*, *A. cerestipes*, *A. mellea* и *A. obscura*, повсеместно распространенные на территории Европы, встречаются также в США и Канаде (Anderson et al., 1980; Morrison et al., 1984), а изоляты, найденные в Австралии и на близлежащих островах, имеют сходные морфологические формы, описанные Зингером в Южной Америке (цит. по: Kile, Watling, 1983).

### Заключение

Абсолютный видовой критерий – мечта систематиков – возможен только в случае скачкообразного видообразования (Медников, 1984). Однако появление интерстерильной группы в результате случайной мутации не позволяет нам рассматривать однозначный критерий "нескрещиваемости" в качестве абсолютного: для подтверждения истинного видового статуса у такой группы должны быть найдены и морфологические отличия. Так, приняв в качестве исходной рабочей гипотезы биологическую концепцию вида как наиболее объективную, мы каждый раз сталкиваемся с необходимостью ее морфологического подтверждения. Известно, что скорость эволюции морфологических признаков не всегда соответствует эволюционному времени. Существование диспропорциональности в эволюции различных доступных нашему изучению систем маркеров приводит к "сетчатой структуре" таксона – ситуации, при которой "хорошие" в рамках одной концепции виды ведут себя как формы в рамках другой. Учитывая вышесказанное, более рациональным, на наш взгляд, является изучение микроэволюционных про-

цессов, характерных для рода *Armillaria* в целом.

Ряд данных свидетельствует в пользу "молодости" изучаемого нами таксона. Эволюционные преимущества тетраполярности, обеспечивающей наибольший процент аутбредных сибсов, очевидны и подчеркивались многими исследователями. Отсутствие пряжек в субгимении, свойственное лишь некоторым членам рода, распространяется на вегетативный мицелий всех видов. По мнению Р.Зингера (Singer, 1975), факультативность признака является шагом на пути его полного исчезновения как неэкономичного способа клеточного деления. Протяженность стабильной диплоидной фазы в жизненном цикле *Armillaria* (Korhonen, Hintikka, 1974) не имеет аналогий среди других групп базидиомицетов. По сравнению с дикариофазой она имеет два важных эволюционных преимущества: сохранение рецессивных мутаций в гетерозиготном состоянии и восстановление структуры ДНК при участии механизма рекомбинации (Захаров, 1984).

Широкий ареал, значительная экологическая амплитуда, наличие большого количества интерстерильных групп и богатая внутригрупповая изменчивость свидетельствуют об активной фазе в эволюции относительно молодого рода и позволяют ожидать в будущем описания новых (как биологических, так и морфологических) видов.

## ЛИТЕРАТУРА

- ЗАХАРОВ И.А. Генетические механизмы эволюции грибов. - В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л., 1984, с. 18-37. МЕДНИКОВ Б.М. Проблема видового критерия и сетчатая структура видов. - В кн.: Макроэволюция. Материалы I Всес. конф. по пробл. эволюции. М., 1984. с. 31. РАЙТВИЙР А.О применении математических методов в систематике грибов. - В кн.: Тез. докл. V Делегат. съезда Всесоюзн. бот. о-ва. Киев, 1973, с. 345-346. СОКОЛОВ Д.В. Корневая гниль от опенка и борьба с ней. М., 1964. ANDERSON, J.B., KORHONEN, K., ULLRICH, R.C. Relationships between European and North American biological species of *Armillaria mellea*. - Exp. Mycol., 1980, v. 4, p. 87-95. ANDERSON, J.B., ULLRICH, R.C. Biological species of *Armillaria mellea* in North America. - Mycologia, 1979, v. 71, p. 402-414. BENNELL, A.P., WATLING, R., KILE, G. Spore ornamentation in *Armillaria* (Agaricales). - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1985, v. 3, p. 447-455. ESSER, K., BLAICH, R. Heterogenic incompatibility in plants and animals. - Adv. Genet., 1973, v. 17, p. 107-152. FLORANCE, E.R., SHAW, Ch.G. III. Scanning electron microscopy of *Armillaria* basidiospores. - In: Proc. 6th Internat. Conf. Root and Butt Rots of Forest Trees. Melbourne, 1984, p. 398-403. GUILLAUMIN, J.-J., BERTHELAY, S. Détermination spécifique des armillaires par la méthode des groupes de compatibilité

sexuelle. - Agronomie, 1981, p. 897-908. GUILLAUMIN, J.-J. et al. Taxonomy and biological cycles of the french Armillaria species. - In: Proc. 6th Internat. Conf. Root and Butt Rots of Forest Trees. Melbourne, 1984, p. 43-56. HERINK, J. Taxonomie vřaclavky obecnř-Armillaria mellea (Vahl ex Fr.) Kumm. - In: Symposium o vřaclavce obecnř Armillaria mellea (Vahl ex Fr.) Kumm. Sborn. ref. Brno, 1973, s. 21-48. HÜTTERMANN, A., FEIG, R., TROJANOWSKI, J. Biochemical capabilities and regulation as a basis for species differentiation and ecological behaviour of Armillaria species. - In: Proc. 6th Internat. Conf. Root and Butt Rots of Forest Trees. Melbourne, 1984, p. 57-72. KILE, G.A., WATLING, R. Armillaria species from south-eastern Australia. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1983, v. 81, p. 129-140. KORHONEN, K. Interfertility and clonal size in the Armillariella mellea complex. - Karstenia, 1978, v. 18, p. 31-42. KORHONEN, K. The origin of clamped and clampless basidia in Armillariella ostoyae. - Karstenia, 1980, v. 20, p. 23-27. KORHONEN, K., HINTIKKA, V. Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of Armillariella mellea. - Arch. Microbiol., 1974, v. 95, p. 187-192. MARXMÜLLER, H. Étude morphologique des Armillaria ss. str. à anneau. - Bull. Soc. Mycol. Fr., 1982, v. 98, p. 87-124. MORRISON, D.J. et al. Characterization of Armillaria intersterility groups by isozyme patterns. In: Proc. 6th Internat. Conf. Root and Butt Rots of Forest Trees. Melbourne, 1984, p. 2-11. RISHBETH, J. Species of Armillaria in southern England. - Plant. Pathol., 1982, v. 31, p. 9-17. ROMAGNESI, H. Observations sur les Armillariella (2). - Bull. Soc. Mycol. Fr., 1973, v. 89, p. 195-206. ROMAGNESI, H., MARXMÜLLER, H. Étude complémentaire sur les armillaires annelées. - Bull. Soc. Mycol. Fr., 1983, v. 99, p. 301-324. RYKOWSKI, K. Niektóre troficzne uwarunkowania patogenicznořci Armillaria mellea (Vahl) Quéł. w uprawach sosnowych. - Prace Inst. Badawczego Leřn., 1985, N 640. SINGER, R. The Agaricales in modern taxonomy. 3rd ed. Vaduz, 1975. WATLING, R., KILE, G.A., GREGORY, N.M. The genus Armillaria - nomenclature, typification, the identity of Armillaria mellea and species differentiation. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1982, v. 78, p. 271-285. ZADOKS, J.C., van LEUR, J.A.G. Durable resistance and host-pathogen-environment interaction. - In: Durable resistance in crops. N.Y., London, 1982, p. 125-137.

BIOLOGICAL SPECIES CONCEPT IN HYMENOMYCETES:

THE GENUS ARMILLARIA

The fungus of considerable economical importance known for most of mycologists as *Armillaria mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm. is a source of considerable taxonomic disparities for more than 160 years. There are about 30 morphological species described in the genus *Armillaria*. The main working species concept in teleomorphic fungi is now the biological one, according to which the species is to be considered as a group of interbreeding natural populations reproductively isolated from other such groups. The compatibility criterion is a natural pattern for delimitation of such populations. Researches of the last years have revealed in the USA and West Europe 10 and 5 intrafertile groups in *A. mellea* complex respectively, which are at the same time completely intersterile in every given continent (Anderson, Ullrich, 1979; Guillaumin, Berthelay, 1981; Korhonen, 1978; Rishbeth, 1982). There are 4 intersterile groups revealed in the USSR. Members of species *A* and *B* (sensu Korhonen, 1978) are found in Moskva region (Voskresensk, Odintsovo and Puškino districts) and members of species *E* (sensu Korhonen, 1978) in Lvov region (Javorov district) and the Georgian SSR (Achmeta district, S. slopes of the Great Caucasus). It is to be noticed that in Odintsovo region *A. borealis* and *A. cepestipes* occur together and sporulate at the same time. Members of the 4th intersterile group are found in Krasnodar region (Gorjachy Ključ district, hardwood forests of the W. Caucasus foot-hills). Mating tests did not permit to identify them with any of the 5 European species.

Attempts to co-ordinate the biological species concept with (macro- and micro-)morphological, ecological, biochemical, geographical or other characteristics are not to be considered as satisfactory ones. Traditional taxonomy in Hymenomycetes was based for a long time on macromorphological features of fruit bodies. In *Armillaria* complex the use of this criterion was in most cases secondary, the priority resulting in the genetical dividing of the

genus. The basidiospore size and shape index  $Q$  (length : width ratio) considered as micromorphological characters did not permit to differentiate *Armillaria* species in this country. The intra-specific variability of length, width and  $Q$  exceeded considerably the interspecific one. (Data based on the study of 45 spore prints.) The host specialization of the distinguished biological species may hardly be called distinct; according to Guillaumin and his colleagues (Guillaumin, Berthelay, 1981; Guillaumin et al., 1984), it is of ecological and not of parasitic nature. Nevertheless one can assume that some degree of verticality in horizontal pathosystems exists (Zadoks, Leur, 1982).

The absolute species criterion - the everlasting dream of taxonomists - is possible only in the case of explosive speciation (Mednikov, 1984). Yet the emergence of an intersterile group as a result of an occasional mutation does not permit to consider the criterion of incompatibility as an absolute one: to confirm true species status in an intersterile group there must be morphological differences, too. It is known that the rate of evolution of morphological characters is not always in accordance with the time of evolution. The existence of disproportionality in the evolution of different marker systems available for our study leads to a so-called "net structure" of a taxon - a situation when the species known as "good" ones in the framework of one concept, behave differently (as forms) in the framework of another concept. Considering the above-mentioned ideas, it seems that the study of micro-evolutional processes in the genus *Armillaria* as a whole is more rational. Tetrapolarity, absence of clamp connections in a vegetative mycelium and a stable diploidy indicate the "juvenility" of the taxon studied. The broad area, considerable ecological amplitude, existence of many intersterile groups and significant variability testify the active phase in the evolution of this relatively young genus. This permits us to foresee the description of several new species (both biological and morphological ones) in the nearest future.

## ПРОБЛЕМЫ РОДА У ДИСКОМИЦЕТОВ

Понятие о роде как таксономической категории сформировалось исторически еще в долиннеевские времена на основе народных знаний о живых существах (Bartlett, 1940), и линнеевский род отвечает самому мелкому "виду", который различает человек без специальной биологической подготовки (Cain, 1956). Именно поэтому были очень крупные и фризовские роды грибов, которые были выделены на основе самых заметных макроморфологических признаков. После того, как в систематике грибов стали учитывать и микроскопические признаки, во второй половине прошлого столетия крупные фризовские роды были разделены на более мелкие.

Однако родовая систематика дискомицетов, как и всех грибов, не стабилизировалась и в наши дни. Продолжается процесс выделения все новых мелких, нередко монотипных родов, и ведется дискуссия между сторонниками мелких и крупных родов.

Высшие таксономические категории не подвергались такому подробному анализу, как вид, а в практике систематики подходят к выделению родов в значительной мере стихийно. О последнем свидетельствует описание новых монотипных родов на основе одного исключительного признака и выделение в самостоятельные роды видов или малочисленных групп видов, занимающих "межродовое положение".

При этом в микологической литературе встречается очень мало высказываний о принципах систематики на уровне рода. А.Х. Смит (Smith, 1968) пишет, что он может рекомендовать только понятия мелкого вида и крупного рода. Он выступает и против выделения монотипных родов на основе одного исключительного признака и подчеркивает, что в естественной классификации легче выразить взаимоотношения между таксонами, когда имеется дело с крупными, а не с бесчисленными мелкими родами.

Противоположную точку зрения выражает Й. Моравец (Moravec, 1982). Он пишет, что поддерживает узкое понятие точно разграниченных родов потому, что широкие таксономические понятия не упрощают процесс определения (идентификации) таксонов, а в действи-



тельности же усложняют систему. Поэтому он считает все широкие таксономические понятия шагом назад в развитии системы.

Одной из причин отсутствия единого мнения об объеме рода является проблема реальности рода. Многие систематики и эволюционисты сомневаются в реальности рода и более высоких таксономических категорий. Крайним выражением этой точки зрения является позиция Солбригов, согласно которой особи, скрещивающиеся популяции, сообщества и виды - это естественные реально существующие объекты, а таксоны более высокого ранга, чем вид, представляют собой абстрактные логические категории (Солбриг и Солбриг, 1982). По словам А.Дж. Кэйна, роды не являются естественными единицами классификации, а только представляют ступень классификации выше вида. Многие из них только легко определяются по ключам и поэтому являются искусственными, а многие остальные являются "чисто естественными", потому что отсутствуют данные об их филогенезе (Cain, 1956). По словам В.Д. Глейтона (Glaxton, 1983), понятие о роде является компромиссом между биологической реальностью и практическим удобством. Практически та же самая точка зрения выражается в обсуждениях Э. Майра (1971) о роде.

Майр говорит еще, что видовая категория определяется операционально в то время, как надвидовые категории объективно определить невозможно. Таким образом и возникает противоречие: вид и род как таксоны основаны на объективных реальностях, но как категорию можно объективно определить только первый из них. Автор согласен с тем, что установить надежный практический стандарт для определения рода значительно труднее, чем установить такой стандарт для определения вида, но это не должно служить основой для отрицания реальности родовой и других высших таксономических категорий. Следует отметить, что защитником реальности рода выступили М.Э. Кирпичников (1968), а совсем недавно П.Ф. Стивенс (Stevens, 1985) подчеркнул, что роды могут быть и должны быть основаны филогенетически, то есть они должны отражать объективную реальность.

В настоящий этап развития систематики мы должны решить проблему реальности рода при помощи косвенных доказательств, а для этого надо открыть смысл рода. Род как классификационная единица имеет определенный филогенетический смысл, который состоит в том, что родовая структура отражает состоявшиеся в прошлом определен-

ные филогенетические события и некоторые характерные особенности эволюционного процесса.

Еще в 1931 г. А.Н. Северцов (1949) выдвинул идею, согласно которой в ходе эволюционного процесса происходит смена его фаз - арогенеза и аллогенеза, или по терминологии Северцова - ароморфоза и идиоадаптации. В частности Северцов пишет, что процесс прогрессивной эволюции идет в большинстве случаев как бы с уступами, причем периоды подъема организации чередуются с периодами, когда морфофизиологической прогрессивной эволюции не происходит вовсе. В промежутках между периодами ароморфозов организация животных может изменяться очень сильно, и качественно все эти изменения носят характер идиоадаптаций. Периоды ароморфоза представляют собой как бы узловые точки эволюционного процесса, после которых начинается процесс усиленной идиоадаптивной радиации, когда данная прогрессивная группа распадается на большое число дочерних групп. Анализ примеров адаптивной радиации указывает нам на то, что вслед за периодом ароморфоза следует период идиоадаптивного филогенетического развития, во время которого потомки ароморфозно изменившейся прародительской формы расширяют свой географический ареал и приспосабливаются к наступающим при этом новым и разнообразным условиям окружающей среды. Во время этого периода дивергентной адаптации все ароморфозные признаки остаются без изменения (они становятся признаками высших систематических групп), но наряду с ними появляются новые приспособительные признаки (Северцов, 1949, с. 229-230).

Именно смена и чередование двух фаз эволюционного процесса - арогенеза и аллогенеза - согласно закону Северцова, создают пространственную структуру дискретных высших таксонов, которые являются, в том числе и роды, реальными, объективно существующими, потому что в основе каждого из них лежит конкретное реальное событие эволюционного процесса.

Согласно К.М. Завадскому (1968), существуют разные степени арогенезов. Те арогенезы, которые создают основу новым родам и семействам, он называет макроарогенезами. Появление нового макроарогенного вида создает предпосылку его потомкам приспособляться к условиям одной или другой адаптивной зоны, где и начинается интенсивный аллогенез. В этой группе первичных аллогенных видов

некоторые виды проделывают в свою очередь микроарогенные изменения и становятся родоначальниками секций рода, которые образуются путем интенсивного кладогенеза. В некоторых других видах происходит очень мало изменений; они не расщепляются на дочерние виды и развиваются брадителически. Пути кладогенеза в секциях подчиняются в общем случае закону гомологических рядов Н.И. Вавилова. В результате такого описанного только в самых общих чертах эволюционного развития и возникают роды как таксоны, которым характерны отдаленность разрывом от других родов и определенная внутренняя структура.

Вышеописанные теоретические соображения позволяют применить при создании родовой систематики любого семейства дискомицетов следующие основные принципы: 1. Роды являются объективно существующими дискретными единицами классификации, которые являются подсистемами системы "семейство". В случае общего положения можно в каждом конкретном случае обнаружить родовые признаки, найти филогенетические корреляции между ними и установить разрывы между родами. 2. Закон Северцова позволяет нам отказаться от идеи, что разрывы между родами возникли в основном в результате вымирания "промежуточных видов". Разрывы между родами возникли уже в момент рождения новых родов в ходе процесса эволюции. 3. Каждый род, за исключением монотипных и олиготипных родов, представляет сложную систему, в которую входят многие естественные группировки видов различного происхождения и различного таксономического ранга. 4. В каждом роде могут существовать виды с исключительными признаками, но выделение их в самостоятельные монотипные роды необосновано. Могут и существовать немногочисленные "промежуточные" виды между близкими родами, но в случае общего положения можно установить принадлежность их к одному конкретному роду, а не прибегать к выделению их в новые роды или к соединению двух близких родов.

Разрыв рода от других родов в области морфологических признаков создается в ходе арогенеза, поскольку новые арогенные признаки становятся позднее родовыми признаками. Можно с очень большой вероятностью предполагать, что родовые макроарогенезы имеют в каждой группе примерно одну и ту же степень величины, а поэтому и разрывы между родами в пределах одного семейства имеют примерно

одну и ту же величину. При этом величины самих родов могут быть очень разными. Последнее обстоятельство обуславливается тем, что каждый род имел в ходе своей эволюции различные возможности для возникновения видового разнообразия в специфических условиях своей адаптивной зоны. А по всей вероятности и родоначальники родов - макроарогенные виды - имели эволюционные потенциалы различной величины. А это значит, что рекомендация Майра (1971) использовать обратное соотношение между величиной рода и разрывом неприемлема при построении естественной классификации. Вышесказанное положение применялось автором для создания системы гиалосцифовых грибов, а на основе этих положений придется, по всей вероятности, переоценить системы многих других семейств грибов.

Родовыми признаками гиалосцифовых грибов являются типы строения волосков, то есть совокупность признаков, характеризующих волоски на внешней поверхности плодовых тел. То, что тип строения волосков как хороший ключевой признак действительно является родовым признаком, подтверждается наличием филогенетических корреляций между ним и каким-то другим признаком или системой признаков в каждом выделенном на основе типа волосков роде. Например, род *Dasyscyphella* отличается от рода *Lachnum* волосками, которые не полностью шероховатые, а имеют на верхушках гладкие клетки. Эти клетки выделяют в большом количестве секреторные вещества. Волоски как специализированные секреторные органы являются прогрессивными морфологическими структурами, и в ходе эволюции их строение подвергалось прогрессивным и адаптивным изменениям. Такое различие в строении волосков является различием родового ранга в семействе гиалосцифовых грибов, и различия в строении волосков между другими близкородственными родами имеют примерно тот же порядок величины. Теперь важно отметить, что всем видам рода *Dasyscyphella* свойствен диморфизм аскоспор (Raitviir, 1970). Во всех остальных родах гиалосцифовых грибов диморфизм аскоспор отсутствует. Сам по себе диморфизм аскоспор в роде *Dasyscyphella* мало пригоден как ключевой признак, потому что для его выявления надо специально измерить споры в сумках, но в корреляции с признаками волосков он является еще одним доказательством в пользу выделения этой группы видов в самостоятельный род. Такого типа филогенетические корреляции можно обнаружить практически во всех

родах гиалосцифовых грибов.

Рассмотрим теперь более подробно родовую структуру подсемейства *Trichopezizelloideae*, потому что она более близка к идеальной модели, чем родовая структура других подсемейств гиалосцифовых грибов. В этом подсемействе известно шесть родов: *Trichopezizella*, *Belonidium*, *Lasiobelonium*, *Albotricha*, *Solenopezia* и *Psilachnum*. Все они отличаются друг от друга признаками волосков и еще деталями строения эктоэксципула. В этой группе родов особое место занимает род *Solenopezia*. Этот монотипный род распространен в Северной Америке и на Дальнем Востоке. В строении его волосков сочетаются признаки всех остальных родов этого подсемейства. Волоски *Solenopezia* имеют растворенный в клеточных вакуолях пигмент, как волоски *Lasiobelonium* и *Albotricha*, пигментированные клеточные стенки, как волоски *Belonidium* и *Trichopezizella* и железистые верхушечные клетки, как волоски *Trichopezizella*. Призматические клетки его эктоэксципула малодифференцированы и напоминают больше всего клетки эктоэксципула *Albotricha*. Сравнительно примитивное строение имеют цилиндрические парафизы *Solenopezia*. Сопоставляя все морфологические данные с географическим распространением, можно с полной уверенностью сказать, что *Solenopezia* - это реликтовый род, который очень близок к предкам остальных родов подсемейства *Trichopezizelloideae* и поэтому занимает в филогенетическом смысле центральное положение в этом подсемействе. В результате пяти арогенезов возникли уже прямые предки остальных пяти современных родов этого подсемейства. Они заняли различные адаптивные зоны, где стали аллогенетически развиваться. Адаптивные зоны, или родовые ниши, родов подсемейства *Trichopezizelloideae* практически не совпадают или совпадают в очень незначительной степени.

Совсем обособленную адаптивную зону занимают виды рода *Psilachnum*, которые растут на гниющих стеблях и листьях болотистых растений в заболоченных лесах.

Все виды рода *Lasiobelonium*, за исключением двух видов, которые растут на травянистых растениях, растут на древесине. При этом лигнофильные виды рода *Lasiobelonium* являются широко распространенными массовыми видами, а гербофильные виды весьма редки и имеют или ограниченный, или же прерывистый ареал. Так, род

*Lasiobelonium*, в отличие от других родов своего подсемейства, занимает адаптивную зону на мертвой древесине. Надо только сразу подчеркнуть, что закономерности экологического распространения таксонов имеют количественный характер, в результате чего и наблюдается в некоторых случаях менее значительное, а в некоторых других случаях более значительное совпадение адаптивных зон родов.

Остальные три рода являются гербофильными, но в каждом из них встречаются один или два лигнофильных вида. Но все эти лигнофильные виды являются весьма редкими, как были редки и гербофильные виды рода *Lasiobelonium*. Таким образом качественно наблюдаемое частичное совпадение адаптивных зон в количественном отношении можно считать незначительным.

Подавляющее большинство видов рода *Albotricha* растет на стеблях злаковых в низменных районах, один очень редкий вид - на древесине, один очень редкий вид - на двудольных травянистых растениях и два обыкновенных вида - на двудольных травянистых растениях Курильско-Сахалинского высокогорья. В этой экосистеме отсутствуют виды рода *Belonidium*, адаптивной зоной которого являются сухие стебли двудольных травянистых растений в низменных районах и сухие стебли злаковых в субальпийском и альпийском поясах, где отсутствуют виды рода *Albotricha*. Несколько труднее описать адаптивную зону рода *Trichopezizella*, потому что она очень близка к адаптивной зоне рода *Belonidium*. Но виды рода *Trichopezizella* более широко распространены в высокогорных районах, а виды рода *Belonidium* преобладают в низменных районах. Субстраты представителей этих двух родов отличаются и по принадлежности к различным семействам цветковых растений, и по физическому характеру субстрата. Виды рода *Trichopezizella* растут на более тонких стеблях с твердой гладкой поверхностью, а виды рода *Belonidium* - на более толстых и мягких стеблях с неровной поверхностью. Таким образом мы видим, что выделенные на морфологической основе роды имеют вполне конкретный экологический смысл, что является доказательством в пользу правдоподобности понятия о роде, применяемом автором в данной группе.

В рассмотренном выше примере мы имели дело с "крупными" родами, которые можно разбить на более мелкие "естественные группы" видов - "мелкие" роды - как это уже сделано систематиками-дробя-

телями во многих семействах грибов. Однако такие роды неравноценны - в одном случае они по существу являются секциями рода, а в другом случае - даже стирпсом (надвидом). Крупные роды являются подмножествами множества "семейство" и в естественной классификации выражают внутрисемейственную дивергенцию.

Повышение вышеупомянутых внутриродовых естественных группировок видов в ранг рода понижает естественность классификации и перегружает номенклатуру, повышая число родовых названий грибов примерно в 4-5 раз. Раздробленная родовая классификация теряет в значительной мере свою предсказывающую силу, основой которой является проявление закона гомологических рядов Вавилова в структуре рода (Райтвийр, 1984), а родовая номенклатура, общая для грибов и растений, уже сейчас перегружена.

#### ЛИТЕРАТУРА

ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. Ленинград, 1968. КИРПИЧНИКОВ М.Э. К концепции рода у цветковых растений. - Бот. журнал, 1968, т. 53, № 2, с. 190-201. МАЙР Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. РАЙТВИЙР А.Г. Гомологические ряды и видовое разнообразие дискомицетов. - Микол. и фитопатол., 1984, № 1, с. 28-34. СЕВЕРЦОВ А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л., 1949. СОЛБРИГ О., СОЛБРИГ О. Популяционная биология и эволюция. М., 1982. BARTLETT, H.H. History of the generic concept in botany. - Bull. Torrey Bot. Club., 1940, v. 67, p. 349-362. CAIN, A.J. The genus in evolutionary taxonomy. - Syst. Zool., 1956, v. 5, p. 97-109. GLAYTON, W.D. The genus concept in practice. - Kew Bull., 1983, v. 38, N 2, p. 149-153. MORAVEC, J. *Daleomyces phillipsii* in Czechoslovakia (Discomycetes, Pezizaceae). - Česká Mykol., 1982, v. 36, p. 109-113. RAITVIIR, A. On the dimorphism of the ascospores in the Hyaloscyphaceae. - Eesti NSV TA Toim. Biol., 1970, v. 19, N 4, p. 382-384. SMITH, A.H. Speciation in higher fungi in relation to modern generic concepts. - Mycologia, 1968, v. 60, p. 742-755. STEVENS, P.F. The genus concept in practice - but for what practice? - Kew Bull., 1985, v. 40, N 3, p. 457-465.

## THE PROBLEM OF GENUS IN DISCOMYCETES

Higher taxa, including genera, are objectively existing realities, as they are based on arogeneses which are distinct real events of the evolutionary process, and on the following successive independent development by cladogenesis in the course of a long time. It is just the shifting and succession of arogenesis and allogenesis, the two phases of the evolutionary process according to Severtzoff's law, that create the spatial structure of discrete genera. The morphological hiatus between genera is created by arogenesis as the new progressive characters of an arogenetic species later become generic characters. It is supposed that the generic macroarogeneses have approximately the same level of magnitude in any certain large systematic group; hence, hiatuses between closely related genera within a family possess approximately the same magnitude. Thereby the magnitudes of the genera themselves may be greatly different. The number of species in a genus is determined by its divergentic potential and the realization of the latter within an adaptive zone. The above-mentioned principles are the basis of the generic system of the Hyaloscyphaceae suggested by the author.

The generic characters of the Hyaloscyphaceae are the types of hairs, i. e. the combination of features characterizing the hairs on the external surface of the apothecia. The hairs as special secretory organs are progressive morphological structures and when there arose a generic diversity within a family, their structure was subjected to progressive and adaptive changes. The idea that the types of hairs are not only good key characters but in fact real taxonomic characters of genera is confirmed by the existence of phylogenetic correlations between them and some other characters or the combinations of characters in every genus distinguished on the basis of the type of hairs. For example, the genus *Dasyscyphella* differs from the genus *Lachnum* by hairs which are not entirely rough but which have smooth glandular cells on their tips. Such a difference in the construction of hairs is of



generic rank in the Hyaloscyphaceae. All species of the genus *Dasyscyphella* are characterized by the dimorphism of ascospores which is absent in all other species of the Hyaloscyphaceae. The dimorphism of ascospores itself is insignificant as a key character in routine taxonomic work, but in correlation with the characters of the hairs it gives another proof that the species of this group belong to an independent genus. Phylogenetic correlations of this kind are present practically in all genera of the Hyaloscyphaceae. They are particularly well noticed between the characters of hairs and paraphyses in the genera *Hyaloscypha*, *Phialoscypha*, *Phialina* and *Unguicullela*.

Genera distinguished by the afore-said principles on the morphological basis have an entirely distinct ecological meaning. It is possible to show that every genus generally has its adaptive zone that differs from the adaptive zones of other closely related genera. It is necessary to emphasize that the laws of ecological distribution of taxa have a quantitative character, as a result of which one can observe a slight overlapping of the adaptive zones of the genera.

Such methods lead to the recognition of "large" genera which are subsets of families and reflect divergence within family. Subfamilies, tribes and subtribes have no particular classification value. They could be and are used to indicate certain evolutionary trends within family. The raising of the smallest "natural groups" of the species or the species with exceptional characters in the rank of genera is rejected, because the former are of different nature in different cases - sometimes sections of genera, sometimes even superspecies.

The splitting of genera into a large number of small ones, being biologically unfounded as we have just seen, is nomenclaturally disadvantageous, too. If mycologists would arise into generic rank all intrageneric natural groups of species, the number of genera and, consequently, the number of generic names would increase four or five times. However, the botanical nomenclature of generic names is highly overloaded already.

С.А. СИМОНЯН (Институт ботаники АН АрмССР, Ереван),  
В.П. ГЕЛЮТА и О.А. ЗАКОРДОНЕЦ (Институт ботаники АН УССР, Киев)

ПОВЕРХНОСТНАЯ СТРУКТУРА КОНИДИЙ - ОДИН ИЗ ОСНОВНЫХ  
ВИДОВЫХ КРИТЕРИЕВ РОДА *LEVEILLULA* Arnaud (ERYSIPHACEAE)

Среди родов мучнисторосяных грибов (семейство Erysiphaceae) наименее разработанной системой обладает, пожалуй, род *Leveillula* Arnaud. До 50-х гг. он считался монотипным и был представлен одним видом *L. taurica* (Lév.) Arnaud, однако в 1956 г. данный род был разбит П.Н. Головиным на 6 секций, объединяющих 40 видов. При этом для выделения секций в качестве критерия использованы морфологические особенности конидиальной стадии (форма и величина первичных конидий). Видовые же критерии остались неясными. Как отмечает сам автор, "...секции рода разбиты на виды соответственно морфологическим особенностям грибов, паразитирующих на растениях определенных семейств и родов." Однако, при сравнении описаний видов одной и той же секции, составленных Головиным, четкие морфологические различия между ними удается установить редко; как правило, эти описания или совпадают, или же в значительной степени перекрывают друг друга (см., например, описания *L. balsaminacearum* Golov. и *L. compositarum* Golov., а также табл. 2 на с. 218). Принадлежность растений-хозяев к определенным родам и семействам сама по себе также не может быть основанием для выделения отдельных видов. К этому следует добавить, что подавляющее большинство таксонов, предложенных Головиным, остались незаконными из-за несоблюдения автором правил "Международного кодекса ботанической номенклатуры". Таким образом, вопрос о видовых критериях рода *Leveillula* остался открытым.

Уточнению системы Головина была посвящена работа Н.И. Гапоненко (1977), в которой автором ликвидируется секция *Cingospora* Golov. и вносятся отдельные изменения в состав других секций. Однако видовые критерии в данной работе не обсуждаются.

Дальнейшей разработке системы рода *Leveillula* посвящены работы У. Брауна (Braun, 1980a, б, 1984), который, учитывая результаты исследований Головина (1956), описывает новые виды *L. cylindro-*

spora (syn.: *L.chenopodiacearum* Golov.) и *L.chrozophorae*, а также создает новую комбинацию *L.duriaei* (Lév.) Braun. Кроме того, изучив типовый образец ранее описанного *L.geraniacearum* Elliade, автор включает данный вид в *L.taurica* (Lév.) Arnaud emend. Braun. Таким образом, в результате критического анализа имеющихся сведений и изучения гербарных материалов Брауном установлено, что в роде *Leveillula* в настоящее время достоверно описано только 8 видов (*L.chrozophorae*, *L.clavata* Nour, *L.cylindrospora*, *L.duriaei*, *L.lanuginosa* (Fuck.) Golov., *L.saxaouli* (Sorok.) Golov., *L.taurica* и *L.verbaschi* (Jacz.) Golov.). Естественно, что для такого незначительного количества таксонов не следует выделять секции.

В одной из упомянутых выше работ (Braun, 1980в) обсуждается вопрос и о видовых критериях рода *Leveillula*. Автор приходит к выводу, что такие признаки, как форма и размеры клейстотециев, асков и аскоспор из-за их вариабельности не могут быть использованы для выделения видов. Однако в систематических целях можно использовать некоторые признаки анаморфы, в частности форму первичных конидий. Данный вывод полностью соответствует взглядам Головина (1956, 1960).

Проверке уже известных и дальнейшему поиску новых видовых критериев рода *Leveillula* была посвящена работа одного из авторов настоящей статьи (Симонян, 1985). В результате еще раз подтверждено, что форму первичной конидии можно использовать в качестве видового критерия, а также частично и отношение ее длины к ширине. Также установлено, что морфология прорастания конидий нестабильна и не может служить дополнительным критерием.

Все рассмотренные выше работы практически полностью базируются на результатах световой микроскопии. Лишь в одной из них (Braun, 1985) для выделения *L.duriaei* автором частично использованы данные сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), приведенные в докторской диссертации С.Ростама (Rostam, 1983).

Учитывая большие возможности, которые дает электронный сканирующий микроскоп, мы, независимо от Ростама, начали исследование как анаморфы, так и телеоморфы представителей рода *Leveillula*. До настоящего времени нами изучено более 20 образцов *L.taurica* s.l., собранных на питающих растениях из 14 семейств. В процессе работы получено 174 снимка поверхности первичных и вторичных ко-

нидий и 16 снимков клейстотециев.

Изучение поверхности плодовых тел методом СЭМ показало, что кое-какие отличия в ее структуре имеются, но они уловимы слабо и практически неописуемы (исследованы образцы *L. taurica* s.l. на *Eryngium billardieri* Delaroché, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Peganum harmala* L., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed. и *Verbascum phlomoïdes* L.). Таким образом, подтверждено, что морфология клейстотециев представителей рода *Leveillula* не может быть использована в качестве видового критерия.

При исследовании анаморфы во всех случаях оказалось, что поверхность конидии имеет четкую орнаментацию, образованную сетью переплетающихся, у отдельных образцов перекрывающих друг друга валиков, и папиллами, расположенными между валиками, реже на самих валиках. Сеть валиков всегда исчезает к концам конидий, количество же папилл на единицу площади возрастает. Кроме того, у первичных конидий всегда имеется в большей или меньшей степени заостренный носик, покрытый папиллами, но лишенный валиков. В целом же поверхность как первичных, так и вторичных конидий у одного и того же образца практически одинакова.

Изучение конидий на различных стадиях зрелости свидетельствует о том, что на молодой первичной конидии или на конидиогенной клетке более или менее равномерно закладываются папиллы, которые при созревании конидии распределяются преимущественно между валиками, реже по валикам. Так как средняя часть конидии толще ее концов, количество папилл на единицу площади здесь меньше. Валики образуются только на конечных стадиях формирования конидии.

В результате сравнительного анализа полученных данных установлено, что форма поверхностной структуры стабильна для конидий, взятых не только из одного и того же образца *L. taurica* s.l., но и из образцов, собранных на родственных видах питающих растений. Так, например, мы не обнаружили каких-либо отличий по этому признаку у образцов гриба, собранных в АрмССР на *Anthemis triumfettii* (L.) All., *Centaurea solstitialis* L. и *Echinops pungens* Trautv. - видах различных родов семейства Asteraceae. Абсолютное совпадение было получено и для *L. taurica* s.l., зарегистрированного на видах семейства Lamiaceae - *Salvia fominii* Grossh.

(АрмССР) и *S. tesquicola* (УССР). Однако образец на *Phlomis pungens* Willd. (то же самое семейство) отличался от двух предыдущих и соответствовал, судя по фотографиям, материалу на *Phlomis herba-venti* L., изученному Ростамом (Rostam, 1983). Та же картина зарегистрирована и для видов семейства *Chenopodiaceae* - *Atriplex turcomanica* Fisch. et Mey., *Salsola tamamschjanae* Iljin и *Kochia prostrata*, где поверхность конидий, взятых из первых двух растений-хозяев, была идентична, а с третьего была иной. В данном случае различие наблюдалось и в форме конидий, что свидетельствует, пожалуй, о наличии на данных видах не одного, а двух таксонов рода *Leveillula*.

Из остальных 11 семейств питающих растений (*Apiaceae*, *Balsaminaceae*, *Boraginaceae*, *Capparaceae*, *Dipsacaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Peganaceae*, *Polemoniaceae*, *Scrophulariaceae* и *Solanaceae*) мы изучили только по одному виду. Отметим, что в ряде случаев исследованные образцы можно отличить уже по форме первичных конидий. Например, очень своеобразны эти образования из-за своей заостренности у *L. taurica* s.l. на *Eryngium billardieri* и *Nicotiana affinis* T. Moore. Длинные цилиндрические вторичные конидии имеет этот гриб на *Atriplex turcomanica* и *Salsola tamamschjanae*. В большинстве случаев можно установить различия и в поверхностной структуре конидий образцов *L. taurica* s.l., собранных на представителях различных семейств. Так, например, очень густую сеть валиков и сосковидные, расширенные в верхней части папиллы, имеют только конидии, взятые с видов семейства *Asteraceae*. Такая же густая сеть характерна и для образцов из *Kochia prostrata*, однако валики здесь переплетаются по-иному, образуя уже хорошо заметные ячей, чего нет у предыдущего материала. Кроме того, папиллы здесь кверху не расширяются, а заостряются. Очень вытянутые ячей сети обнаружены у *L. taurica* s.l. на *Scabiosa argentea* L. (*Dipsacaceae*) и *Nicotiana affinis* (*Solanaceae*), но у первого из них практически все они закрыты, в то время как у второго - открытые. Более или менее правильной сетью с закрытыми невытянутыми ячейками обладают конидии с *Polemonium* sp. (*Polemoniaceae*), *Rindera lanata* (Lam.) Bunge (*Boraginaceae*), *Salvia fominii* и *S. tesquicola* (*Lamiaceae*), однако между этими образцами также можно найти определенные отличия по форме, размерам и распределению па-

пилл, толщине и высоте валиков, размерам и форме ячеек. Очень слабо развиты папиллы и сеть валиков на конидиях, взятых с *Peganum harmala*. Среди изученных нами материалов аналогичных данному образцу не было. Именно этот вид является типовым хозяином *L. taurica*.

Таким образом, поверхность конидий, изученная под сканирующим электронным микроскопом, вполне может быть использована при дифференциации таксонов рода *Leveillula*.

Результаты наших исследований с учетом уже имеющихся данных позволяют заключить, что в качестве видовых критериев рода *Leveillula* можно использовать следующие признаки:

а) форму первичных конидий (их очертания, местоположение наиболее широкой части, степень заостренности);

б) структуру поверхности конидий (густоту сети валиков, высоту, толщину и степень дифференциации последних, размеры и форму ячеек, размеры, форму и распределение папилл).

Сочетание этих признаков дает возможность дифференцировать таксоны *L. taurica* s.l., имеющие, очевидно, во многих случаях по-семейственную приуроченность к растениям-хозяевам.

## ЛИТЕРАТУРА

ГАПОНЕНКО Н.И. Основные положения к составлению определителя грибов рода *Leveillula* Arn. (сем. Erysiphaceae). - В кн.: Водоросли и грибы водоемов и почв Средней Азии. Ташкент, 1977. ГОЛОВИН П.Н. Монографический обзор рода *Leveillula* Arnaud (мучнисторосяные грибы сем. Erysiphaceae). - Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2. Споры растения, 1956, в. 10, с. 195-308. ГОЛОВИН П.Н. Мучнисторосяные грибы, паразитирующие на культурных и полезных диких растениях. М.-Л., 1960. СИМОНЯН С.А. О конидиальной стадии рода *Leveillula* Arn. и ее систематическом значении. - Биолог. ж. Армении, 1985, т. 38, № 2, с. 119-129. BRAUN, U. Miscellaneous notes on the Erysiphaceae (I). - Feddes Repert., 1980a, v. 91, N 78, p. 439-444. BRAUN, U. The Genus *Leveillula* - a preliminary study. - Nova Hedwigia, 1980b, v. 32, p. 565-583. BRAUN, U. Taxonomic notes on some Powdery Mildews (III). - Mycotaxon, 1984, v. 19, p. 369-374. ROSTAM, S. Biologie, ecologie, systématique de quelques *Leveillula* (Ascomycètes-Erysiphacées). These. Toulouse: Université P. Sabatier, 1983.

SURFACE STRUCTURE OF THE CONIDIA: ONE OF THE PRINCIPAL SPECIFIC CRITERIA IN THE GENUS *LEVEILLULA* Arnaud (ERYSIPHACEAE)

Up to 1956 the genus *Leveillula* was considered to be a monotypic one. P.N. Golovin (1956) proposed 6 sections and 40 species in *Leveillula* based on the size and shape of the conidia; U. Braun (1980a, 1980b, 1984) recognized only 8 species. He noted (1980b) that the features of teleomorph are not stable and cannot be used in taxonomy. On the contrary, the shape of the primary conidia is of specific value. Simonian (1984) confirmed the stability of the shape of primary conidia as a specific criterion.

The authors of this paper used SEM to study the anamorph and the teleomorph of more than 20 specimens of the genus *Leveillula* on plants of 14 families. Small differences of the teleomorph (cleistothecia, asci, ascospores) are useless for taxonomy, but the surface of conidia always bears a specific ornamentation which is formed by a net of interlaced "ramparts" and by papillae. The "ramparts" form a net with cells of different outlines and size. The papillae are of different height and various configuration. The young unripen conidia bear only papillae. The ornamentation of the primary and secondary conidia is practically similar on the same host plant.

The following characteristics may be used as specific criteria in the genus *Leveillula*:

A. The form of primary conidia (their shape, the location of their largest part, the degree of tapering).

B. The surface structure of the conidia (thickness of the net of "ramparts", their height, thickness and the degree of differentiation, the size and the shape of formed cells, the size, shape and distribution of the papillae).

The combination of the above-mentioned features gives the possibility to differentiate the taxa in *L. taurica* s. l. which evidently are in many cases specialized to the families of the host plants.

К ВОПРОСУ О РОДОВОМ И ВИДОВОМ КРИТЕРИЯХ В ПОРЯДКЕ PHACIDIALES

С момента выделения Э.Фризом (Fries, 1821) фацидиальных грибов (дискомицеты) в отдельную группу, вопрос о ее ранге, объеме, структуре и о признаках, характеризующих входящие в нее таксоны, постоянно обсуждался систематиками, но не решен окончательно и до сих пор. Являясь одной из слабо изученных групп грибов, пор. Phacidiales привлекает к себе пристальное внимание микологов.

В пор. Phacidiales, как и во многих других группах, нет общепринятых критериев как для входящих в него семейств, так и для родов и видов. Так, в системе, принятой Н.А.Наумовым (1964) и широко используемой советскими микологами (Шварцман, Кажиева, 1976; Калымбетов, 1979; Шубин, Крутов, 1979 и др.), в качестве основного критерия рода принимаются особенности апотеция, тогда как в более поздних системах этот признак используется на более высоких таксономических уровнях, решающими же для выделения родов считаются иные признаки. В значительной степени выбор признаков, которые можно считать критериями родов или видов, зависит и от принимаемых границ таксонов более высокого ранга. Поэтому сразу оговорим, что мы включаем в пор. Phacidiales и семейство Hysterodermataceae, которое нередко рассматривается в порядке Hysteriales (Наумов, 1964; Шварцман, Кажиева, 1979 и др.).

Современные систематики при выделении таксонов любого ранга стремятся использовать весь комплекс характерных признаков, придавая, однако, одному из них решающее значение. Наиболее значимым, основным, является тот признак, который наименее варьирует на этом уровне, остальные выступают в качестве дополнительных.

Порядок Phacidiales в целом характеризуется погруженными в субстрат или строму апотециями, остающимися закрытыми почти до полного созревания. Как уже говорилось, в качестве критерия рода фацидиальных грибов в некоторых случаях используются признаки плодовых тел - их форма, характер залегания, способ раскрытия. Действительно, эти признаки позволяют выделить группы, в которых



они практически не варьируют. Для одной из них характерны одиночные апотеции, раскрывающиеся лопастями (рис. 1 а, б), для другой - удлиненные одиночные апотеции, раскрывающиеся щелью (рис. 1, в-ж) и для третьей - апотеции, развивающиеся на строме. Однако эти группы, несомненно, следует рассматривать в качестве семейств, как это и делается в большинстве современных систем (Arx, Müller, 1954; Dennis, 1968; Kreisel, 1969; Sherwood, 1980), поскольку входящие в них грибы существенно отличаются друг от друга по целому ряду признаков.

Довольно часто признаком, характеризующим род, считают форму спор. Действительно, внутри каждого из семейств удастся выявить роды, у которых форма спор остается постоянной у всех входящих в

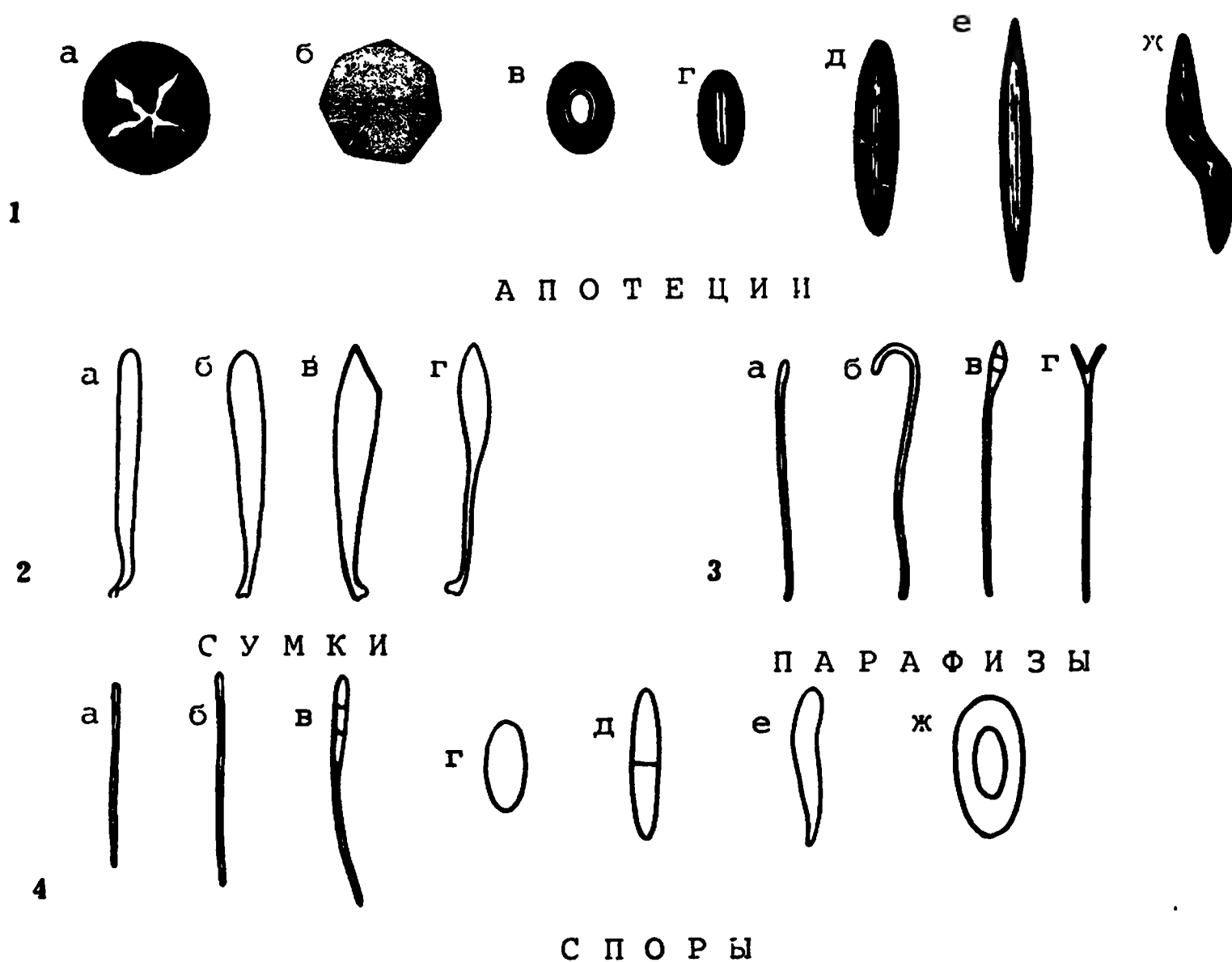


Рис. 1-4. Основные структуры фацидиальных грибов

них видов. Так, в сем. Phacidiaceae (структура порядка дается по Тобиас, 1985), например, виды рода *Phacidium* имеют одноклеточные овальные споры (рис. 4, г, е), рода *Coscomyces* - нитевидные, с перегородками (рис. 4а, б), рода *Sphaeropezia* - эллипсоидальные, с двумя перегородками. В сем. Hypodermataceae род *Lophodermium* имеет нитевидные споры, *Hypoderma* - слегка веретеновидные, двухклеточные (рис. 4, д), *Hypodermella* - овальные, одноклеточные споры с толстой слизистой оболочкой. В сем. Rhytismataceae для рода *Rhytisma* характерны нитевидные споры, а для *Cryptomyces* - эллипсоидальные. Иногда форму спор пытались использовать для характеристики таксонов выше родового ранга (Nannfeldt, 1932), однако такой подход не раз подвергался справедливой критике (Darker, 1967; Sherwood, 1980), поскольку при этом рядом могут оказаться роды очень далекие друг от друга в филогенетическом отношении, особенно, если не принимаются во внимание другие признаки.

В некоторых случаях в качестве критерия рода могут быть использованы признаки сумок - так, для рода *Hypoderma* характерны сумки с длинной ножкой (рис. 2, г), а для родов *Phacidium* и *Sphaeropezia* - сумки с амилоидной вершиной.

Положительной реакции на иод нередко придается немаловажное значение и при выделении таксонов более высокого ранга (Dennis, 1968). Нам кажется, что этот признак заслуживает внимания лишь на уровне родов, а отрицательная реакция на иод у представителей того же семейства, являющаяся прогрессивным признаком (Nannfeldt, 1976), говорит лишь о более высокой ступени эволюции. Кроме того, по данным некоторых исследователей (Kohn, Korf, 1975; Nannfeldt, 1976), этот признак вообще не является достаточно стойким и зависит от степени зрелости сумок и от состояния гербарного материала, что затрудняет его использование в целях систематики.

Там, где есть данные об ультраструктуре вершин сумок - их можно применять для характеристики рода (Bellemere, 1977). Дальнейшие исследования, вероятно, позволят применять этот критерий шире и возможно на более высоком таксономическом уровне.

Некоторые систематики при выделении родов решающее значение придают глубине погруженности апотециев в ткани субстрата (Tehon, 1935; Darker, 1967). По-видимому, этот признак во многом зависит

не от самого гриба, а от тканей растения-хозяина и потому пригоден лишь для характеристики видов, где в некоторых случаях может являться одним из основных.

Иногда существенное значение на видовом, а в некоторых случаях и на родовом уровне могут иметь особенности парафиз (рис. 3, а-г), но вообще эти структуры мало используются в систематике, что отчасти связано с их слабой изученностью.

Наиболее надежным критерием для видов фацидиальных грибов являются, как нам кажется, размеры апотециев, сумок, спор и парафиз и их соотношение.

Нередко в качестве критерия вида используется прирученность гриба к растению-хозяину или к группе растений-хозяев. Иногда этот признак считается решающим. Однако к нему надо относиться с осторожностью, поскольку, как показывают многочисленные наблюдения и исследования в культуре, фацидиальные грибы не обладают узкой специализацией и один вид может развиваться на растениях, принадлежащих к разным родам и семействам. Особенно это касается сапротрофов. Наиболее широким кругом используемых субстратов отличается *Hypoderma virgultorum* D.C., отмеченная на травянистых, кустарниковых и древесных растениях из нескольких семейств (Asteraceae, Apiaceae, Asteraceae, Ericaceae, Rubiaceae и др.). При столь широком круге растений-хозяев каких-либо анатомо-морфологических различий в строении апотециев выявить не удастся. С другой стороны, на одном растении-хозяине отмечается несколько хорошо различимых видов одного и того же рода (*Phacidium infestans* P. Karst. и *Ph. lacerum* Fr. - на хвое сосны; *Lophodermium pinastri* Chev., *L. conigenum* Hilitz. и *L. seditiosum* Mint. et al. - на том же субстрате).

Для разделения близких видов могут быть использованы и особенности роста грибов в условиях культуры (Minter, Staley, Millar, 1978), однако всегда следует помнить о нестойкости этих признаков и их зависимости от других факторов (географического положения места сбора, растения-хозяина, условий культивирования).

Особенности анаморф (там, где они достоверно известны) также должны учитываться при разделении видов, а иногда и родов. К сожалению, применение этого критерия не всегда возможно, поскольку циклы развития фацидиальных грибов изучены пока недостаточно.

Таким образом, в качестве основного критерия для выделения родов фацидиальных грибов могут быть использованы характеристики спор. В качестве дополнительных можно использовать такие признаки, как форма сумок, амилоидность вершин сумок, особенности парафиз и, там, где есть данные - ультраструктуру вершин сумок. Наиболее надежным критерием видов этого порядка следует считать соотношение размеров апотециев, сумок, спор и парафиз, а в некоторых случаях и глубину погруженности апотециев в ткани субстрата. В качестве дополнительных признаков при выделении видов могут быть использованы особенности поведения грибов в культуре и их приуроченность к субстратам.

#### ЛИТЕРАТУРА

- КАЛЫМБЕТОВ Б.К. Микологическая флора Заилийского Алатау. Алма-Ата, 1969. НАУМОВ Н.А. Флора грибов Ленинградской области, т. 2, М.-Л., 1964. ТОБИАС А.В. Вопросы систематики фацидиальных грибов, - Тр. VII Конф. молодых ученых БИНа АН СССР. Рук. деп. в ВИНТИ 10.09.85. № 6591-85 деп., с. 85-96. ШВАРЦМАН С.Р., КАЖИЕВА Н.Т. Флора споровых растений Казахстана, т. 9. Дискомицеты. Алма-Ата, 1976. ШУБИН В.И., КРУТОВ В.И. Грибы Карелии и Мурманской области (эколого-систематический список). Л., 1979. DARKE, G.T. A revision of the genera of the Hypodermataceae. - Canad. J. Bot., 1967, v. 8, N 45, p. 1399-1444. DENNIS, R.W.G. British Ascomycetes. Stuttgart, 1968. FRIES, E. Systema mycologicum. I. Lundae, 1821. KOHN, L.M., KORF, R.P. Variation in ascomycete iodine reactions. - Mycotaxon, 1975, v. 3, N 1, p. 165-172. KREISEL, H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, 1969. MINTER, D.W., STALEY, J.M., MILLAR, C.S. Four species of Lophodermium on Pinus sylvestris. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1978, v. 71, N 2, p. 295-301. NANNFELDT, J.A. Studien über die Morphologie und Systematik der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. - Nova Acta Regia Soc. Sci. Upsal., 1932, Bd. 4, N 8, S. 1-368. NANNFELDT, J.A. Iodine reactions in ascum plug and their taxonomic significance. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1976, v. 67, N 2, p. 283-287. SHERWOOD, M. Taxonomic studies in the Phacidiales; The genus Coccoomyces. - Occas. Pap. Farlow Herb. Crypt. Bot., 1980, N 15, p. 1-120. TEHON, L.R. A monographic rearrangement of Lophodermium. - Biol. Monogr., 1935, v. 13, p. 1-151.

ON THE CRITERIA OF GENUS AND SPECIES IN PHACIDIALES

There are no generally accepted criteria for distinguishing genera and species in the order Phacidiales (Discomycetes). The modern taxonomists attempt to use a complex of characters when distinguishing taxa of any rank, giving to one of them the decisive value. This character is called the basic one and the others are the additional ones.

The best character for the distinction of genera is the shape of ascospores. Sometimes the features of asci are used as a criterion of genera. One of the most important characters of asci is the iodine reaction in plug. If there is any information on the ultrastructure of asci, it may be used to characterize the genus.

The basic criterion for species seems to be the size of ascocarps, asci, ascospores and paraphyses and their quotients. Sometimes the depth of immersion of ascocarp in the substratum may be essential for the distinction of species. The use of this criterion in higher taxonomic ranks is not advisable.

The characters of anamorphs ought to come into account for the distinction of species and even genera. However, the use of this criterion is rather limited, because the life cycles of Phacidiales have been studied inadequately.

The morphological-cultural characters can be used as additional ones for the distinction of related species.

The host specificity of phacidial fungi can be used only as an additional character, too, because there is no particular specialization in this group.

## ВИД У ГРИБОВ КАК ПОНЯТИЕ И КАК ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ КАТЕГОРИЯ

Вид - важнейшее понятие эволюционной биологии и кроме того - основная таксономическая категория. Ряд исследователей, например Л.С. Берг (1950), С.В. Юзепчук (1958), А. Кэйн (Cain, 1959) и др., рассматривали систематику как ведущую отрасль науки в разработке теории вида. Как показал К.М. Завадский (1968), это не правильно и ведет ко многим методическим и методологическим погрешностям. Теорией вида занимается особая наука - эйдология, классификацией их - систематика. В связи с отмеченным, вопросы касающиеся понятия вида у грибов и вопросы их таксономии будут рассматриваться далее раздельно.

В микологии, как и в других разделах биологии, были, да и сейчас еще имеются исследователи, которые отрицали и отрицают реальность видовой формы организации у грибов. Это, к примеру, достаточно четко выражено в книге Г.В. Фишера и Ц.С. Холтона (Fischer, Holton, 1957). По их мнению "природа создает индивиды, а виды и роды создает человек". Упомянутые микологи, крупнейшие специалисты по головневым грибам, далеко не одиноки в своих воззрениях. Есть авторы, правда не микологи, например Б. Бурма (Burma, 1954), Дж.Ф. Дэвидсон (Davidson, 1954) и др., которые считают, что представление о виде у живых организмов для биологии не только не нужно, но даже вредно. Отмеченное обстоятельство не случайно, оно определяется чисто таксономическим подходом к проблемам вида, где имеются многочисленные чрезвычайно трудные, а в ряде случаев и не разрешимые проблемы. В микологии они в большой степени связаны со значительной вариабельностью как макро- и микроморфологических, так и биологических и физиолого-биохимических признаков.

Однако, для основного числа микологов мысль о том, что живые организмы вообще и грибы, в частности, дифференцированы на дискретные единицы - виды, представляется сама собой разумеющейся.

Проблеме вида у грибов посвящено значительное число отечественных и зарубежных работ. В большинстве своем они, однако, касаются техники классификации и лишь в некоторых из них высказы-

ются принципиальные соображения в отношении сущности понятия *вид*. При этом многие микологи стояли, да и сейчас еще стоят на точке зрения, которая признает, что данное понятие у грибов отличается от такового у других организмов. Так по В.Ф. Купревичу (1949) "... критерий вида, пригодный для высших растений, явно не подходит для низших". И далее: "Определение вида, данное М.А. Розановой, не подходит для споровых растений вообще и для грибов в частности".

Другие микологи, например Б.П. Васильков (1958) и М.В. Горленко (1974), придерживаются иного мнения. Первый из них считал, что представление о виде у грибов должно основываться на идеях, развитых В.Л. Комаровым (1944), а второй — на идеях, высказанных Н.И. Вавиловым (1931).

Учитывая, однако, успехи современной эйдологии, воззрение на вид у грибов следует основывать на представлениях популяционной генетики, которые связаны с признанием синтетической теории эволюции (Каратыгин, 1981; Томилин, 1984).

Действительно, подавляющее большинство микро- и макромицетов относится к числу амфимиктических организмов и поэтому к ним применимо определение вида, данное И.И. Шмальгаузен (1969), Э. Майром (1971, 1974), Н.В. Тимофеевым-Ресовским, Н.Н. Воронцовым, А.В. Яблоковым (1977) и многими другими.

Признавая биологическую концепцию вида, нельзя в то же время не отметить, что среди грибов, помимо амфимиктических, существуют и апомиктические организмы, к которым она таким образом не применима (Майр, 1971, 1974; Воронцов, 1980; Грант, 1980, 1984 и др.).

Указанное обстоятельство нередко используется критиками синтетической теории эволюции (Кордюм, 1982 и др.), однако, по всей вероятности, без достаточного основания. Обсуждая последний вопрос на примере грибов, можно отметить следующее:

1. Если исходить из формальных соображений, то огромное число видов, прежде всего из группы дейтеромицетов (*Deuteromycetes*), должно попасть в категорию агамных организмов (Hawksworth, Sutton, Ainsworth, 1983). Между тем, успехи современной микосистематики позволили установить, что подавляющее большинство "видов" у дейтеромицетов следует относить к числу синонимов. Например, детальные исследования в роде *Colletotrichum* привели к тому, что к одному из

его представителей - *C. gloeosporioides* (Penzig) Penzig et Sacc. (сумчатая стадия - *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld. et Schrenk) было отнесено около 600 "видов" (Арх, 1957). Таким образом все они на самом деле являются не апомиктическими, а амфимиктическими организмами.

2. Исследования последних лет показали, что телеоморфная стадия некоторых аскомицетов, например *Erysiphe graminis* DC., встречается достаточно редко. В результате эти грибы существуют в основном в несовершенной (анаморфной) стадии. Организмы с подобными особенностями онтогенеза относятся к категории клональных видов, агаменонов, агамных комплексов и т.д. (Рубцов, 1981). Однако, агамные циклы существования подобных видов время от времени чередуются с половыми, что в конечном результате ведет к генетической интеграции таких популяционных систем.

3. Открытие у дейтеромицетов гетерокариоза и парасексуального процесса еще более сокращает число видов, которые могут быть отнесены к группе облигатных апомиктов.

4. Можно, однако, предположить, что у грибов, особенно у низших, существуют и первичные реликтовые формы облигатного апомиксиса. Данное обстоятельство, как нам кажется, достаточно хорошо обосновано А.К. Скворцовым (1982), который показал правомерность существования довидовой формы организации и довидовой формы эволюции органического мира.

Признавая таким образом, что законы микроэволюции определяют процессы видообразования у микро- и макромицетов, нельзя не отметить чрезвычайно слабую изученность генетики грибов вообще и популяционной генетики, в частности. Надо думать, что дальнейшие исследования в названных разделах микологии принесут много нового в отношении определения специфики видообразования у грибов.

Переходя далее к практическим вопросам микотаксономии, следует отметить, что до настоящего времени она основывается на типологическом стандарте вида. В основу его, как об этом говорил К.М. Завадский (1968), могут быть положены данные о любых признаках: макро- и микроморфологических, ультраструктурных, биологических, культуральных, физиолого-биохимических, молекулярных и т.д.

Типологический стандарт таксономического вида в микологии основывается на 3 методических подходах. Условно их можно назвать:



"биолого"-типологический, морфолого-типологический и "комплексный".

1. "Биолого"-типологический стандарт вида. - Последователи данного направления в систематике исходили и исходят из представления о том, что виды грибов, особенно облигатных паразитов-микромикетов, строго специфичны (специализированы) по отношению к одному или нескольким питающим растениям (Купревич, 1949; Головин, 1958 и др.). Данное обстоятельство частично было подтверждено для ряда наиболее распространенных патогенов культурных растений. Однако, для подавляющего большинства описанных видов установлено оно не было и поэтому данный принцип систематики использовался сугубо априорно. Более того, многие исследователи, например П.Н. Головин, С.А. Гуцевич и др., в своей практической деятельности распространяли его на сапробионты (сапротрофные грибы).

В результате использования "биолого"-типологического стандарта было описано огромное множество видов. Значительная часть их совершенно идентичны друг другу по морфологии, однако, якобы, различаются по приуроченности к определенному кругу растений-хозяев.

Исследования последнего времени показали, что множество описанных ранее видов в настоящее время следует относить к числу синонимов какого-либо вида. Об этом, в частности, свидетельствует упомянутая ранее работа Дж.А. Аркса (Арх, 1957) по роду *Colletotrichum*.

Указанный подход к классификации неоднократно подвергался достаточно острой критике (Хохряков, 1955; Васильков, 1958 и др.). В целом она была совершенно справедливой. Систематику, основанную на рассматриваемом принципе, следует относить к числу наиболее примитивных. Однако, ее в определенной степени можно рассматривать как один из инструментов познания разнообразия форм микро- и макромикетов и поэтому она, в конечном счете, сыграла немалую роль в развитии микологии вообще и микотаксономии, в частности.

2. Морфолого-типологический стандарт вида. - В настоящее время таксономический подход, базирующийся на этом принципе, является в микологии общепринятым, о чем свидетельствуют многочисленные фундаментальные труды по систематике грибов различных групп. Переход на чисто морфологическую характеристику видов в определенной

степени можно рассматривать как протест против безграничного использования "биолого"-типологического стандарта вида.

Классификация, зиждущаяся на широком использовании только макро- и микроморфологических данных, принадлежит к числу наиболее старых в биологии. Она также многократно подвергалась справедливой критике. Действительно, последовательное использование морфолого-типологического стандарта ведет систематика к субъективизму, к моно- или политипическому пониманию объема вида. Это и понятно, поскольку по словам Завадского (1968): "Вид не имеет не только внешне морфологических, но и анатомических, гистологических, цитологических, кариологических и ультраструктурных "видовых" признаков, которые позволяли бы маркировать именно его, а не иные группы (внутривидовые и надвидовые)".

Типичной разновидностью морфолого-типологического подхода к виду следует считать подход, основанный на использовании различных математических приемов, которые пропагандируются некоторыми советскими и зарубежными исследователями (Мэлс, Райтвийр, 1974; Райтвийр, 1983 и др.). Однако по словам Майра (1971): "Статистика (добавим: математика вообще - Б.Т.) - это не панацея, она не может решить за нас таксономические проблемы".

И все же, несмотря на все недостатки, морфолого-типологический стандарт вида представляется для микологии более прогрессивным в сравнении со стандартом "биолого"-типологического вида, поскольку он основан на реальных (а не предполагаемых) фактических данных.

3. "Комплексный" типологический стандарт вида. - В связи с недостатками указанных ранее способов классификации грибов в отечественной литературе последнего времени декларировалась систематика, основанная на "всестороннем изучении видов". По мысли М.К. Хохрякова (1955), она должна предусматривать изучение морфологии, биологии, экологии, географии, генетики, физиологии и биохимии грибов. Идеи, высказываемые этим автором, перекликаются с идеями Б. Ренша (цит. по Завадскому, 1968) об "идеальной модели описания видов". Они, естественно, представляют немалый научный интерес, однако относятся к области эйдологии, а не систематики. Для последней осуществление всей указанной программы просто не реально. В связи с этим Завадский писал "... для исследований даже одного вида ... было бы необходимо несколько комплексных институтов".

Более того, оснований для уверенности, что в результате "все-стороннего изучения" будет в конце-концов построена естественная классификация грибов на видовом уровне, пока что нет. Действительно, многочисленные и самые разнообразные исследования в отношении морфологии, ультраструктуры, биологии, биохимии, физиологии, цитологии, генетики и т.д. возбудителей вилта растений (*Verticillium albo-atrum* Reinke et Berth. и *V. dahliae* Kleb.) не позволили еще решить, каково их таксономическое положение - один это вид или два. И в этом нет ничего удивительного, поскольку как один признак, так и любая их сумма (даже если они получены разными методами) при типологическом подходе не могут служить маркером именно вида, а не каких-либо иных категорий. Все эти материалы могут дать лишь сведения о степени различия между индивидами или их группами, которые разные авторы произвольно оценивают как видовые или внутривидовые.

Что касается биологического вида (в том понимании, которое вкладывается в него синтетической теорией эволюции), то для целей практической систематики грибов он в настоящее время мало пригоден. Сложность использования популяционной теории в микосистематике заключается в том, что имеющиеся сейчас сведения о генетической интеграции и дифференциации видов микро- и макромицетов не многочисленны.

Учитывая все вышеизложенное, естественно, возникает вопрос - каковы же современные возможности и пути развития классификации грибов на видовом уровне. Ответ на это в определенной степени можно найти в трудах Майра (1971), Яблокова (1980, 1985) и В. Гранта (1984).

Большое значение в связи с обсуждаемым имеют прежде всего представления Майра (1971). Будучи одним из творцов синтетической теории эволюции и биологической концепции вида, он в то же время указывал на трудности их применения в практической работе: "Репродуктивная изоляция не может непосредственно наблюдаться в выборках коллекционных экземпляров". Однако судить о ней можно на основании морфологии, прежде всего на основании "... наличия дискретности между двумя коррелированными комплексами признаков". Таким образом, практические методы работы систематика-типолога и приверженца биологической концепции вида фактически совпадают.

Разница здесь проявляется в методологии. Систематик-типолог основывается только на данных в отношении степени морфологического различия между выборками образцов. Систематик, принимающий популяционную теорию вида "... использует масштаб и характер морфологического различия как показатель репродуктивной изоляции".

Яблоков (1980, 1985), рассматривая вопрос о имеющихся в литературе сведениях по микроэволюции, отмечает - они "ошеломляюще" ничтожны. Из полутора миллионов видов, живущих сейчас на земле, популяционно-генетическим методом изучено около 20, что составляет примерно 0,001% от их общего числа. Это, в свою очередь, свидетельствует о чрезвычайной ограниченности достоверных научных данных, касающихся репродуктивной изоляции видов различных таксономических групп. Выход из положения Яблоков видит в том, чтобы "... негенетическим разделам популяционной биологии "надеть генетические очки". Такие очки существуют, это фенетика природных популяций". В основу ее, как известно, положен принцип дискретных признаков, которые устойчивы и наследуются как обособленные единицы. Эти генетически обусловленные признаки и есть фены.

Надо думать, фенетика сыграет немалую роль в развитии систематики. Однако признавая это, нельзя забывать, что фены могут характеризовать как отдельные виды, так и популяции и даже деми.

Грант (1984), разбирая отмеченные ранее противоречия между теоретическими представлениями синтетической теории эволюции и практическими запросами систематики, вводит следующие категории:

1. Таксономический вид (морфологический вид, фенетический вид);
2. Биологический вид (генетический вид); 3. Микровид (агамный вид); 4. Последовательные виды (палеонтологические виды); 5. Биосистематический вид (эковид, ценовид).

"В тех случаях, когда это возможно, следует отождествлять таксономический вид с видом биологическим. Однако такая возможность имеется не всегда" (по нашему мнению - крайне редко - Б.Т.). Учитывая последнее, Грант считает, что наиболее разумное определение таксономического вида дал А. Кронквист (Cronquist, 1978): "Виды - это самые мелкие группы, постоянно и последовательно сохраняющие свою обособленность и различимые обычными способами". Под словами "обычными способами", подчеркивает далее Грант, следует понимать применение традиционных и практических методов: "Практическая приме-

нимостью для определения и классификации представляет, таким образом, один из важнейших критериев таксономического вида". В связи со сказанным, нельзя не согласиться с Грантом в том, что границы таксономического вида, как правило, субъективны.

Все изложенное выше, в том числе и воззрения Майра, Яблокова и Гранта, позволяет, как нам кажется, оценить действительные возможности современной микосистематики и выработать реалистичную стратегию подхода к проблемам классификации грибов на видовом уровне.

## ЛИТЕРАТУРА

- БЕРГ Л.С. О ботанической номенклатуре и понятии вида у ботаников. - Природа, 1950, № 9, с. 30-33. ВАВИЛОВ Н.И. Линнеевский вид как система. - Тр. Бюро прикл. бот., генет. селекции, 1931, т. 26, в. 3, с. 109-134. ВАСИЛЬКОВ Б.П. О виде у шляпочных грибов. - В кн.: Проблема вида в ботанике. М.-Л., 1958, с. 85-101. ВОРОНЦОВ Н.Н. Синтетическая теория эволюции: ее истоки, основные постулаты и нерешенные проблемы. - Журн. Всесоюзн. хим. общества, 1980, т. 25, в. 3, с. 295-314. ГОЛОВИН П.Н. Понятие о виде в микологии. - В кн.: Проблема вида в ботанике. М.-Л., 1958, с. 34-67. ГОРЛЕНКО М.В. Внутривидовая изменчивость грибов. - В кн.: Проблемы филогении низших растений. М., 1974, с. 37-42. ГРАНТ В. Эволюция организмов. М., 1980. ГРАНТ В. Видообразование у растений. М., 1984. ЗАВАДСКИЙ К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. КАРАТЫГИН И.В. Головневые грибы. Онтогенез и филогенез. Л., 1981. КОМАРОВ В.Л. Учение о виде у растений. М.-Л., 1944. КОРДЮМ В.А. Эволюция и биосфера. Киев, 1981. КУПРЕВИЧ В.Ф. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. М.-Л., 1949. МАЙР Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. МАЙР Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. МЭЛС Т., РАЙТВИЙР А. Морфометрия и систематика грибов. Тарту, 1974. РАЙТВИЙР А. Математические методы в систематике грибов. Таллин, 1983. РУБЦОВА З.М. Об эволюционной роли апомиксиса. - В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л., 1979, с. 12-23. СКВОРЦОВ А.К. Микроэволюция и пути видообразования. М., 1982. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ Н.В., ВОРОНЦОВ Н.Н., ЯБЛОКОВ А.В. Краткий очерк теории эволюции. Изд. 2-е. М., 1977. ТОМИЛИН Б.А. Теоретические и практические аспекты проблемы вида у грибов. - В кн.: Человек и биосфера. Вильнюс, 1984, с. 14-16. ХОХРЯКОВ М.К. О виде у грибов. - Бот. журн., 1955, т. 40, в. 1, с. 33-45. ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. Проблемы дарвинизма. М., 1969. ЮЗЕПЧУК С.В. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во "Флоре СССР". - В кн.: Проблема вида в ботанике. М.-Л., 1958, с. 130-204. ЯБЛОКОВ А.В. Фенетика. М., 1980. ЯБЛОКОВ А.В. Введение в фенетику популяций. М., 1985. ARX, J.A. Die Arten der Gattung Colletotrichum Cda. - Phytopathol. Z., 1957, Bd. 29, S. 413-468. BURMA, B. Reality, existence and classification: A discussion of the species problem. - Madroño, 1954, v. 12, N 7, p. 193-210. CAIN, A.J. The post-Linnaean development of taxonomy. - Proc. Linn. Soc. London, 1959, v. 170, N 3, p. 234-244.

CRONQUIST, A. Once again, what is a species? - In: Beltsville Symp. Agric. Research, 1978, v. 2, p. 3-20. DAVIDSON, J.F. A dephlogisticated species problem. - Madroño, 1954, v. 12, N 8, p. 246-254. FISCHER, G.W., HOLTON, C.S. Biology and control of the smut fungi. N. Y., 1957. HAWKSWORTH, D.L., SUTTON, B.C., AINSWORTH, G.C. Ainsworth and Bisby's dictionary of the Fungi. 7th ed. Kew (Surrey), 1983.

FUNGAL SPECIES AS A CONCEPT AND AS A TAXONOMIC CATEGORY

The overwhelming majority of Micromycetes and Macromycetes are referred to as amphimictic organisms; therefore the species concept based on the synthetic theory of evolution is applicable to these organisms.

The biological species concept cannot be used in obligate apomicts in fungi. However, their number, including even Deuteromycetes, is not great, and this problem is not relevant in fungal taxonomy.

Practical taxonomy of fungi has been based up to now on the typological standard of species only. This standard is subdivided here into *biological*-typological, morphological-typological and *complex*-typological ones. All these various approaches in fungal taxonomy lead to subjectivity in species delimitation.

Several problems in Micromycetes and Macromycetes classification may be overcome partially on the basis of ideas expressed by E. Mayr (1971, 1974), A.V. Yablokov (1980, 1985) and V. Grant (1984)

## КОНЦЕПЦИЯ ПОЛИТИПИЧЕСКОГО ВИДА ПРИМЕНИТЕЛЬНО К СИСТЕМАТИКЕ ФИТОПАТОГЕННЫХ АСКОМИЦЕТОВ

Основное внимание при разработке проблемы вида уделяется изучению его генетического состава и эволюционных потенций. Понятие вида связано с  $\gamma$ -уровнем систематики организмов. Для исследования внутривидовой классификации надо знать географию распространения элементов, составляющих вид. Видообразование – процесс, в ходе которого возникают многообразные адаптивные генные комбинации, в основе дифференциации которых лежит неоднородность внешней среды. Эволюционная перспективность вида определяется пластичностью, которая связана с генетической гетерогенностью его популяций.

Н.И.Вавилов (1931) считал, что линнеевский вид – это обособленная сложная подвижная морфофизиологическая система, связанная в генезисе с определенной средой и ареалом. Политипичностью и полиморфизмом, основанными соответственно на меж- и внутривидовой изменчивости, определяются возможности эволюционных преобразований. Представление о политипичности придало категории вида новый смысл, позволило определить связь между статикой и динамикой вида, изучить закономерности внутривидовой жизни на популяционном уровне. Концепция политипического строения вида в биологии, в основном, остается в силе и в наши дни.

Успехи в изучении происхождения видов оказались возможными на основе исторического подхода к проблеме. Вавилов связал учение о виде и видообразовании с теорией центров происхождения культурных растений и законом гомологических рядов их изменчивости при расселении из центров. Более поздними исследованиями установлено, что географическое (аллопатрическое) видообразование у растений, как и полагал Вавилов, является преобладающим.

Вид – единое для организмов понятие, и на всех этапах эволюции действовали одни и те же механизмы видообразования. Вопросы вида и видообразования грибов изучены недостаточно. Они остаются неудобным объектом для исследования эволюции. В то же время не вызывает сомнения, что виды у грибов являются основной таксономи-



ческой единицей.

Грибы - это низкоорганизованные, сопряженные с растениями, гетеротрофные организмы, характеризующиеся бедной морфой, коротким репродуктивным, часто агамным, циклом развития. В период вегетации многие грибы воспринимают внешние условия через хозяина. В пропативных стадиях расселения или переживания межвегетационных периодов, испытывая давление среды, грибы лабильно перестраивают тип циклов развития (стадии зимовки), нередко изменяют размер и цвет спор, а также физиологические признаки, то есть вырабатывают приспособления, поддерживающие энергетический гомеостаз в неоднородных условиях среды. На основе соревнования и приобретения новой эпигенетической системы паразитическая популяция грибов при наличии питающего хозяина, может занять новую адаптивную зону и отделиться от материнской. В новом режиме отбора высокая скорость репродукции в границах нормы реакции приводит к быстрому росту величины популяции. Популяции, неспособные к адаптации в необходимом диапазоне изменений факторов новой зоны, исчезают. Степень дальнейшей изменчивости новой популяции зависит от особенностей отбора и длительности изоляции.

Наши исследования истории вида и видообразования в связи с запросами теории интродукции проведены на девяти фитопатогенных аскомицетах: *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint., *V. pirina* Aderh. (восточноазиатский замещающий вид: *V. nashicola* Tanaka et Yamamoto), *Monilinia cinerea* (Schroet.) Honey, *M. fructigena* (Schroet.) Honey, *Coccomyces hiemalis* Higg. (восточноазиатский замещающий вид: *C. pruni-tomentosi* M. Miura), *Polystigma rubrum* DC. (восточноазиатский замещающий вид: *P. ussuriensis* A. Proz.), *Sphaerotheca mors-uvae* (Schw.) Berk. et Curt., *Mycosphaerella ribis* (Fuck.) Lindl., *Pseudopeziza ribis* Kleb. Это - грибы-возбудители основных заболеваний плодово-ягодных культур в нескольких регионах СССР, примыкающих к Юго-Западноазиатскому и Восточноазиатскому центрам происхождения этих растений.

При постановке исследований мы исходили из общебиологического значения учения Вавилова о виде и вслед за М.В. Горленко (1975) полагали, что грибы при параллелизме белковых компонентов и структурной комплементации биомолекул партнеров, возникших в сопряженной эволюции с растениями, должны подчиняться тем же правильнос-

тям, что и их хозяева. Микроэволюционные исследования аскомицетов базировались на их хорологии и сравнительном анализе изменчивости основных признаков различных географических групп популяций, указывающих как на первичные, наиболее древние, так и вторичные, эволюционно более поздние черты. Затем исследование велось по трем направлениям: установление центра происхождения материнской популяции, гомологической изменчивости при расселении из центров основных признаков (специализации, циклов развития, морфологии, отношения к температуре) и особенно систематики с описанием новых таксонов.

У патогенов пищевая специализация по хозяину может дойти до уровня экологической ниши, что означает выход из конкурентной борьбы за пищевые ресурсы и сопровождается формированием независимого генофонда. Узкая специализация вплоть до специфичности коррелирует с высоким уровнем паразитизма. Различие паразитов по специализации обусловлено дивергенцией растений. Разрыв признака специализации позволяет судить о таксономическом положении патогенов. Исследование специализации показало, что филогенетически закрепленной приуроченностью к аборигенным европейским и восточноазиатским питающим растениям соответственно обладают *Venturia pirina* и *V. nashicola*, *Coccomyces hiemalis* и *C. pruni-tomentosi*, *Polystigma rubrum* и *P. ussuriensis*, *Mycosphaerella ribis*, в меньшей степени *V. inaequalis*, *Monilinia cinerea*, *M. fructigena*, *Sphaerotheca mors-uvae*, *Pseudopeziza ribis*.

Онтогенетическая специализация многих грибов в восточноазиатской части ареала расширена. Искусственное заражение европейскими популяциями грибов восточноазиатских растений, и наоборот, не интенсифицировало или даже угнетало патологический процесс, в то же время заболевание на сопряженно эволюционировавших хозяевах развивалось максимально. Таким образом, специализация и патогенность являются экологическими признаками вида.

Тип циклов и стадии покоя относятся к наиболее стойким признакам вида. При утрате экологической ниши из жизненного цикла могут выпадать отдельные стадии развития, то есть отбор может перестраивать звенья онтогенеза. Если восточноазиатские популяции аскомицетов являются полноцикловыми с диплоидной стадией покоя, то для среднеазиатских патогенов характерны голоморфные (*Venturia inae-*

qualis, *V. pirina*) или только анаморфные популяции (*Monilinia cinerea*, *M. fructigena*). В европейской части доминантная телеоморфная стадия у грибов, кроме *Polystigma rubrum*, имеет тенденцию к замене рецессивной гаплоидной (анаморфной) или обе стадии зимуют параллельно.

Морфология закрепляет достигнутые изменения. При анализе европейских и восточноазиатских популяций патогенов выявлены как незначительные различия в размерах конидий *V. inaequalis*, *M. fructigena*, *S. mors-uvae*, *P. ribis*, так и резкие, в 2-2,5 раза достоверно отличающиеся от восточноазиатских *V. pirina*, *S. hiemalis*, *P. rubrum*, *M. cinerea*, *M. ribis* при относительно малой изменчивости размеров аскоспор. По-видимому, в более холодной восточноазиатской части ареала на грибах, за исключением *V. nashicola*, проявляется правило Бергмана, описанное для теплокровных животных и позднее для бактерий. Многолетнее выращивание восточноазиатских грибов на различных источниках питания, воздействие мутагенами и температурой доказало генетически обусловленную природу гигантских размеров их конидий.

В процессе эволюции устанавливается определенный уровень теплоустойчивости белков, соответствующий экологии вида. Термический оптимум обеспечивается адаптацией на клеточном, тканевом и организменном уровнях для лучшего восприятия и утилизации энергии. Изучаемые патогены, за исключением *P. rubrum*, являются эвритермными организмами. Выявлены существенные различия минимального и максимального порогов роста и развития у популяций грибов при относительно одинаковом оптимуме 18-25° С. Дальневосточные популяции можно отнести к факультативным психрофилам, сохраняющим активность при пониженных и растущих при умеренных (8-14° С) температурах. Для европейских популяций характерна активность при 15-25° С (мезофилы), для среднеазиатских - после 28-30° С (факультативные термофилы).

В соответствии с дифференциальным систематико-географическим методом поиска центров происхождения культурных растений, разработанным Вавиловым, можно полагать, что центром происхождения фитопатогенных аскомицетов на Евразийском континенте является Восточная Азия, где сформировались материнские популяции как растений, так и патогенов. Восточноазиатские патогены имеют отличную

от других популяций морфологию гаплоидных стадий, полноцикловость, более широкую специализацию и ряд других физиологических отличий. Распространение грибов ограничивается температурой, допустимой для зимующей стадии. Изначальная холодоустойчивость диплоидных грибов могла служить исходной энергетической формой для дальнейшей экспансии и формирования теплолюбивых (а не наоборот) форм с гаплоидными циклами развития. Отмеченный экологический и биологический параллелизм в изменении изучаемых признаков грибов при расселении из центров и тенденция к выпадению из циклов развития доминантной стадии можно соотнести с гомологическими рядами изменчивости Вавилова.

Хорологические исследования приводят к выводу о древности разрыва ареала некоторых патогенов и аллопатрическом видообразовании в этой группе грибов (Хохрякова, 1974, 1978, 1980а, 1980б). Объяснение явлению может дать историческая территориальная и биологическая разобщенность европейских и восточноазиатских плодовых растений. Неоднородность факторов среды и отбора способствовали дивергенции изолированных популяций растений и грибов, накоплению в процессе изменчивости заметных различий разных уровней.

Отсутствие обмена генами при изоляции и изменения специализации, циклов развития, морфологии анаморфной стадии и ряда физиологических признаков привели к аллопатрическому видообразованию у *V. pirina* и *V. nashicola*, *C. hiemalis* и *C. pruni-tomentosi*. Суть видообразования заключается в возникновении генных комплексов из одного родительского. Новые виды необратимо обособлены друг от друга и обладают новыми свойствами.

По различиям специализации и морфологии у *P. rubrum* (восточноазиатский замещающий вид: *P. ussuriensis*) и *M. ribis* можно полагать, что данные таксоны находятся на заключительном этапе видообразования. Отсутствие строгой специализации к специфическим хозяевам (слабо, но все же развивается на новом питающем растении) даже при резких изменениях в морфологии и цикле развития (*M. cinerea*) свидетельствует о более низком уровне паразитизма. Этот гриб находится на начальной стадии формирования подвидов.

Незначительные клинальные изменения в морфологии анаморфной стадии характерны для *V. inaequalis*, *M. fructigena*, *S. mors-uvae* и *P. ribis* при изменении циклов развития и гетерогенности свойства

специализации. Эти виды представлены почти непрерывной популяционной системой, соответствующей почти непрерывной цепи яблони и черной смородины от европейского до восточноазиатского региона. Обмен генной информацией в этой системе возможен во всех направлениях, но он ослаблен большими расстояниями. Периферийные патогены находятся в относительной биологической изоляции на начальных стадиях дивергенции от экологических рас до формирования подвидов (*V. inaequalis*). Среднеазиатские и европейские популяции грибов соприкасаются более интенсивно, в связи с чем дивергенция между ними незначительна, и они находятся на уровне географических рас.

Необходимо отметить существенные черты процесса аллопатрического видообразования фитопатогенных аскомицетов. Для них характерна количественно и качественно более глубокая, чем у растений, изменчивость морфологических и физиологических признаков. Далее, объем вида узкоспециализированных, патогенных и пластичных аскомицетов при их ко-эволюции с хозяином повторяет объем вида растения, у менее специализированных — отстает от такового, то есть свойство узкой специализации у грибов коррелирует с высоким потенциалом к видообразованию. В связи с этим специфичность питающего хозяина, особенно в изолированных частях ареала (континентах, островах и полуостровах) является хорошей предпосылкой видообразования грибов. В основе процесса лежит способность к трофологической адаптации их протеолитических пищеварительных энзимов к хозяину. И, наконец, генетический критерий скрещиваемости здесь имеет относительное значение. В популяциях диплоидных грибов в гетерозиготном состоянии возможности изменчивости велики. В бесполом популяциях таких возможностей меньше, что сказывается на их структуре, часто мономорфной, и потенциальной неспособности к дальнейшей эволюции. У гаплоидных популяций генетическая изменчивость проявляется сразу же фенотипически, для них характерна целостность и биологическая обособленность. Выявление разрывов между агамными популяциями не представляет трудностей. Таким образом, каждый из способов размножения влияет на природу вида и его структуру.

Итак, с позиций концепции Вавилова можно рассмотреть вид у некоторых фитопатогенных аскомицетов как политипическую

сложную подвижную морфофизиологическую систему, объединенную общим происхождением и ареалом и подчиняющуюся при расселении из центров ко-эволюции закону гомологических рядов изменчивости. Такой подход позволяет воссоздать исторический процесс географического видообразования грибов с выявлением древних исходных форм, корректно реконструировать их систематику.

#### ЛИТЕРАТУРА

БАВИЛОВ Н.И. Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 26, в. 3, с. 109-134. ГОРЛЕНКО М.В. Некоторые вопросы географии и биологии грибов. - Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., 1975, т. 80, в. 2, с. 30-35. ХОХРЯКОВА Т.М. Об аллопатрическом видообразовании у фитопатогенных грибов. - Микол. и фитопатол., 1974, т. 8, в. 5, с. 461-462. ХОХРЯКОВА Т.М. О географическом видообразовании у фитопатогенных аскомицетов на плодовых в СССР. - Микол. и фитопатол., 1978, т. 12, в. 2, с. 154-163. ХОХРЯКОВА Т.М. О географическом видообразовании фитопатогенных грибов. - Микол. и фитопатол., 1980, т. 14, в. 3, с. 269-272. ХОХРЯКОВА Т.М. Значение ареалов для таксономии грибов-возбудителей заболеваний плодовых культур. - Новости систематики низших растений, 1980, т. 17, с. 86-100.

POLYTYPIC SPECIES CONCEPT IN RELATION TO THE TAXONOMY  
OF PHYTOPATHOGENIC ASCOMYCETES

The theory of the centres of origin, the law of homologous variation and the polytypic species concept as elaborated by N.I. Vavilov for cultivated plants, are of general biological significance and may be applied in fungi to explain their co-evolution with host plants.

Some regions have been explored and the interpopulation variation in the major characters of nine phytopathogenic Ascomycetes in these regions, adjoining the Southwestern Asiatic centre and the East Asiatic centre of origin of fruit trees and berry shrubs, has been examined. The species studied are: *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint., *V. pirina* Aderh. (East Asiatic vicarious species: *V. nashicola* Tanaka et Yamamoto), *Monilinia cinerea* (Schroet.) Honey, *M. fructigena* (Schroet.) Honey, *Coccomyces hiemalis* Higg. (East Asiatic vicarious species: *C. pruni-tomentosi* M. Miura), *Polystigma rubrum* DC. (East Asiatic vicarious species: *P. ussuriensis* A. Proz.), *Sphaerotheca mors-uvae* (Schw.) Berk. et Curt., *Mycosphaerella ribis* (Fuck.) Lindl., *Pseudopeziza ribis* Kleb.

Based on a special systematic-geographical method of establishing the centres of origin of cultivated plants worked out by Vavilov it has been stated that ancient characters are proper to the East Asiatic initial groups of the populations of the above-named fungi in the Eurasian supercontinent. A comparatively wide specialization, a full life-cycle, a different morphology of anamorph, cold resistance and a number of characters not peculiar to other populations are typical of them. The homologous series of parallel variation in the main characters of fungi in the process of their migration from the centres of co-evolution are traced. The pathogens are found to be at different levels of divergence from maternal populations to the new allopatric species (*V. pirina* and *V. nashicola*; *C. hiemalis* and *C. pruni-tomentosi*).

## К ВОПРОСУ О ВИДЕ У ПИРЕНОМИЦЕТОВ

Пиреномицеты - это большая группа преимущественно микромицетов, многие представители которой имеют большое народнохозяйственное значение. Объем этой группы, первоначально объединявшей разнородные формы, в последующем многократно подвергался изменению. Мы понимаем пиреномицетов в узком смысле, включая сюда лишь грибы, характеризующиеся особенностями строения перитециев и способом их образования (оболочка перитециев, сумки, парафизы являются производными аскогенных гиф).

Перитеции пиреномицетов отличаются большим разнообразием внешнего строения - размерами, формой, расположением по отношению к субстрату или строению, дополнительными структурами, возникающими на наружной перидии (щетинки, волоски, придатки и др.), а также внутренним содержанием (характер сумок, аскоспор, парафиз). Все эти признаки используются в таксономии пиреномицетов. Однако, чаще всего, оценка диагностической ценности этих признаков проводится редко или совсем не проводится. А между тем, правильное решение вопроса о виде у пиреномицетов может быть достигнуто в результате большой и кропотливой работы по выявлению у них диагностической ценности признаков, используемых в целях их таксономии. В этом отношении нами накоплен большой экспериментальный материал, связанный с изучением процессов морфогенеза и биологических особенностей (прежде всего, специализации) различных групп пиреномицетов (сем. *Melanosporaceae*, сем. *Chaetomiaceae*, сем. *Diaporthaceae*), что позволило нам внести ряд изменений в систематику этих грибов, пересмотреть существовавшее ранее представление о границах ряда видов. Для выделения видов, в частности, у рода *Melanospora* используются такие признаки, как размеры перитециев, длина хоботка, размеры и форма сумок и аскоспор. Однако амплитуда изменчивости этих структур не была исследована. Сравнительно-морфологическое изучение большинства известных на территории СССР видов *Melanospora*, а также экспериментальное исследование отдельных его видов в условиях культуры (*M. leuco-*



*tricha* Cda., *M.kurssanowiana* (Bel.) Cher, *M.fimicola* Has) позволило выявить следующее. Во-первых, окраска оболочки плодовых тел будучи наследственно постоянной, имеет бóльшее таксономическое значение, чем ей придавали до сих пор. Эта особенность видов *Melanospora* в комплексе с другими признаками может быть использована при внутриродовой классификации. Во-вторых, наличие (*M.leucotricha*) или отсутствие (*M.fimicola*) войлочного сплетения вокруг перитециев, а также присутствие хоботка на вершине перитециев является относительно постоянным признаком при варьировании внешних условий (температуры, влажности, как естественных, так и искусственных субстратов), что подтверждает их существенное таксономическое значение. К длине хоботка, изменяющейся с изменением условий (особенно влажности субстрата), требуется осторожное отношение как к систематическому признаку. Наконец, характер сумок и аскоспор, их форма и размеры (учитывая известные пределы их варьирования) имеют видовое значение.

Выделение видов рода *Chaetomium* основано на строении терминальных придатков перитециев (прямые, волнистые, спиральные, дихотомические, петлеобразные и т.д.), характере и строении сумок и аскоспор. Наличие сплюснутых одноклеточных коричневых аскоспор — одного из важных таксономических признаков — служило источником путаницы в систематике рода, ибо в зависимости от положения аскоспор (Сергеева, 1955) размер и форма их существенно изменяется, что принималось за изменчивость самих спор.

Трудности внутриродовой классификации у *Chaetomium* объясняются прежде всего отсутствием сведений об амплитуде изменчивости морфологических признаков, положенных в основу классификации рода; во-вторых, резким отличием в морфологии молодых и вполне зрелых перитециев, что приводило к описанию первых в качестве самостоятельного вида; наконец, трудностью длительного хранения гербарных образцов — часто наблюдается обламывание терминальных придатков, поэтому иногда даются новые названия описанным ранее видам, что также способствует дроблению видов.

Изучение онтогенеза видов рода *Chaetomium* (*C.globosum* Kze., *C.megalocarpum* Bain., *C.oganowii* Serg., *C.bainieri* Serg., *C.murorum* Cda., *C.elongatum* Czer., *C.elatum* Kze., *C.funicolum* Ske., *C.dolichotrichum* Ames), а также степени изменчивости их морфоло-

гии в зависимости от изменения внешних условий показало, что на разных стадиях онтогенеза виды данного рода имеют резкие морфологические различия. Наличие этих различий может служить источником ошибочных описаний "новых" видов, ибо за самостоятельный вид можно принять отдельную стадию в его развитии. Наиболее постоянными, а, следовательно, и наиболее ценными для систематики этого рода являются форма и размеры аскоспор (наибольшая амплитуда варьирования их, отмеченная у *C. mucorum*, не превышала 2 – 2,5 мкм), характер строения терминальных придатков у зрелого перитеция. Однако у грибов со спиральными придатками не являются постоянными ни диаметр спирали, ни характер окончания спирального придатка, ни форма спирали, поскольку они изменяются не только в зависимости от условий развития гриба, но различны даже у одного и того же перитеция. Более существенное значение, чем это считалось до сих пор, следует придавать окраске общего пучка терминальных придатков у зрелого перитеция. Длина ризоидов, наличие прямых латеральных придатков подвергнуты у всех исследованных видов значительному варьированию и не могут иметь решающего значения в систематике рода *Chaetomium* (Черепанова, 1963, 1979, 1984).

Изучение степени изменчивости морфологических особенностей у строматического пиреномицета *Diaporthe strumella* Fck. и взаимоотношения его с близкими к нему видами – *D. leiphaemia* Sacc., *D. sorbicola* Nke., *D. pathria* Speg., *D. salicella* (Fr.) Sacc. в природных условиях и в условиях эксперимента показало следующее. Во-первых, *D. strumella* не является, как признавалось ранее, узкоспециализированным к видам *Ribes*, а способен также развиваться на ветвях многих других растений (*Quercus*, *Sorbus*, *Artemisia*, *Lonicera*, *Spiraea*, *Syringa*, *Cerasus*, *Melilotus*). Во-вторых, виды рода *Diaporthe* – *D. leiphaemia*, *D. sorbicola*, *D. pathria*, *D. salicella* с других субстратов (соответственно *Quercus*, *Sorbus*, *Salix*) обнаруживают полное морфологическое тождество с культурой *D. strumella* на этих субстратах, вследствие чего не могут рассматриваться в качестве самостоятельных видов. Наконец, вальсоидный тип стромы у *D. strumella*, считавшийся диагностически важным признаком, не является таковым, так как характер стромы (вальсоидная или диатрипоидная) изменяется не только на разных питающих растениях, но также и на одном и том же растении, что отмечалось нами

при культивировании его на ветвях *Salix*, *Sorbus*, *Lonicera*, *Melilotus*.

Таким образом, изучение степени изменчивости морфологических структур и на этой основе выявление диагностически ценных признаков дает возможность вносить соответствующие коррективы в таксономию пиреномицетов, ибо морфология является и будет являться основным фундаментом классификации. Большие возможности открывает углубленное изучение морфологии, проведенное с помощью сканирующего электронного микроскопа, что ведет к выявлению структур, ранее не используемых в целях систематики пиреномицетов (Hawksworth, Weels, 1973; Rogers, 1977).

Известно, что тот или иной жизненный цикл является характерной чертой вида, а наибольшее богатство и разнообразие стадий свойственно пиреномицетам. Установление связей между анаморфами и телеоморфами представляет большие трудности из-за изолированности этих стадий. Кроме того, часто гриб дает несколько генераций анаморф, прежде чем приступить к развитию сумчатого спороношения. Наконец, в ряде случаев у одного и того же вида с многофазным циклом развития проявляется в одних условиях одна анаморфа, в других — другая. Поэтому для установления полного цикла развития организма необходимо изучение его в лабораторных, контролируемых условиях. Варьируя различные условия культивирования (температуру, состав питательных сред, различные природные субстраты), можно выявить полный цикл того или иного вида.

Анализ известных к настоящему времени видов как простых, так и строматических пиреномицетов, имеющих в цикле развития анаморфы, показал, что у пиреномицетов известны анаморфы всех уровней организации — гифального, меланкониального и пикнидиального типов. Кроме того, отдельные виды пиреномицетов имеют в цикле развития не одну, а несколько анаморф (*Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. et Not., *Rosellinia necatrix* Fr. и т.д.). Как оказалось, в зависимости от характера анаморф можно выделить три группы видов. Одну группу составляют виды одного и того же рода, имеющие однотипную анаморфу (*Diaporthe* — *Phomopsis*; *Diatrypella* — *Libertella*). Вторую группу составляют виды одного и того же рода, но имеющие разнотипные анаморфы. Так, например, виды рода *Nectria* имеют анаморфы *Cylindrocladium*, *Dendrodochium*, *Fusarium*, *Gliocladium*, *Tubercu-*

laria, Verticillium, Myrothecium, Acremonium, Cephalosporium, Stibella, Flagellospora (Tubaki, 1981). Эта группа является наиболее многочисленной среди пиреномицетов. Третью группу составляют виды, относящиеся к разным родам, но имеющие однотипную анаморфу. Так, анаморфа Gliocladium известна у видов родов Hypomyces, Hypocrea, Nectria (Dingley, 1971), а анаморфа Acremonium отмечена у видов родов Nectria, Actinopsis, Ijunhya, Neohenningsia, Ophiodictyon, Peristomialis (Samuels, 1976).

Вопрос о том, какое таксономическое значение следует придавать анаморфам, является одним из дискуссионных. Учитывая полиморфное происхождение многих дейтеромицетов, приходим к выводу, что однозначно этот вопрос решить нельзя.

#### ЛИТЕРАТУРА

- СЕРГЕЕВА К.С. По поводу вида Chaetomium megalocarpum Bain. - Бот. мат. Отд. спор. раст., 1955, т. 10, с. 176-180. ЧЕРЕПАНОВА Н.П. Изучение степени изменчивости представителей рода Chaetomium с дихотомически разветвленными придатками. - Вестн. ЛГУ, 1963, в. 3, № 1, с. 82-89. ЧЕРЕПАНОВА Н.П. Морфология и особенности онтогенеза видов Chaetomium. - Микол. и фитопатол., 1979, т. 5, с. 368-376. ЧЕРЕПАНОВА Н.П. Вопросы систематики пиреномицетов. - В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л., 1984. DINGLEY, J.M. Gliocladium spp.: their relationship to genera in the Hypocreaceae. - Abstr. I Internat. Mycol. Congr. Exeter, 1971, p. 85. HAWKSKWORTH, D.L., WEELS, H. Ornamentation of the terminal hairs in Chaetomium Fr. and some allied genera. - Mycol. Papers, 1973, N 134, p. 1-24. ROGERS, J.D. Surface features of the light-colored ascospores of some applanate Hypoxylon species. - Canad. J. Bot., 1977, v. 55, N 18, p. 2394-2398. SAMUELS, G.J. Perfect states of Acremonium. - New Zeal. J. Bot., 1976, v. 14, N 3, p. 231-260. TUBAKI, K. Hyphomycetes. Vaduz, 1981.

ON SPECIES PROBLEM IN PYRENOMYCETES

The perithecia of the Pyrenomycetes have a great variety of dimensions, shape, supplementary structures (setae, hairs, appendages) and may also be distinguished by the structure of asci and ascospores. All these characters are used in taxonomy of this group. However, the appraisal of the diagnostic value of these features is rarely conducted. The work on the evaluation of the diagnostic value of taxonomic features is necessary.

The dimensions of perithecia, the length of perithecial ostiole, the dimensions and the shape of asci and ascospores have been used for the distinction of species in the genus *Melanospora*. The comparative morphological study of *Melanospora* species and also the experimental study of *M. leucotricha* Cda., *M. kurssanowiana* (Bel.) Cher. and *M. fimicola* Hans. in culture showed that the colour of the perithecial wall, the presence (*M. leucotricha*) or the absence (*M. fimicola*) of the felted interlacement around the perithecial wall, the presence of the ostiole and also the shape and the dimensions of asci and ascospores have great diagnostic value.

The study of the ontogeny of *Chaetomium* species (*C. globosum* Kze., *C. melanocarpum* Bain., *C. oganowii* Serg., *C. bainieri* Serg., *C. murorum* Cda., *C. elongatum* Cher., *C. elatum* Kze., *C. funiculum* Cke, *C. dolichotrichum* Ames) showed that the shape and the dimensions of ascospores and the structure of terminal appendages of mature perithecial wall are the most valuable characters in the taxonomy of the genus. The diameter and the shape of the spiral (in fungi with spiral terminal appendages) and also the length of rhizoids of lateral appendages vary strongly.

*Diaporthe strumella* Sacc. is able to develop not only on *Ribes* species, but also on the branches of *Artemisia*, *Cerasus*, *Lonicera*, *Melilotus*, *Quercus*, *Sorbus*, *Spiraea*, *Syringa*. The analysis of holomorphic species enables us to distinguish three groups of Pyrenomycetes. The question about the taxonomic value of the anamorphs is discussed.

Академия наук Эстонской ССР. Институт зоологии и ботаники.

Проблемы вида и рода у грибов. На русском и английском языках.

Редакционно-издательский совет АН ЭССР, Таллин.

Ответственный редактор Э.Пармасто. Художник-оформитель Р.Пангсепп. Подписано к печати 30.06.86. МБ-06074. Бумага 60x84/16.

Печатных листов 12,25. Условно-печатных листов 11,39. Учетно-издательских листов 11,25. Тираж 700. Заказ 3277. Цена 1 р. 70 к.

Типография "Пярнүтрюкк", 203600 г. Пярну, ул. Ринги, 1.